

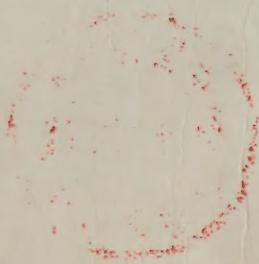
生态学原理 和野外生物学

美 R.L. 史密斯著

科学出版社



大出



58.18
176

生态学原理和野外生物学

[美] R. L. 史密斯 著

李建东等 译

孙儒泳 郑慧莹 校

ELEMENTS OF ECOLOGY AND

FIELD BIOLOGY

H. L. Smith, 1974, 2nd ed., MIT



科学出版社

元 05.0 : 钱数

1988

24786

中科院植物所图书馆



S0015478

内 容 简 介

本书是生态学理论联系实际较全面、系统的一部著作。全书共分四部分二十三章。第一部分是绪论。作者在书中简要地介绍了生态学和生态系统以及进化生态学等。同时引出了贯穿全书的进化主题。第二部分作者从能流和生物地球化学循环来看待生态系统，包括人类对它们的干涉，以及对环境、群落结构和生态系统进化的影响。第三部分论述了种群。着重于种群的出生率、死亡率、年龄结构、种群生长以及种群个体成员之间的关系等。第四部分着重在系统结构和系统功能上。作者对淡水生态系统、海洋生态系统、陆地生态系统以及生态系统分布等都作了论述。

本书可供生态学、环境科学、动植物学、农林牧业工作者以及大专院校有关专业师生参考。

Robert Leo Smith

ELEMENTS OF ECOLOGY AND FIELD BIOLOGY

Harper & Row, Publishers, New York, 1977

生态学原理和野外生物学

〔美〕R. L. 史密斯 著

李建东等 译

孙儒泳 郑慧莹 校

责任编辑 于 拔

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院植物印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1988年1月第一版 开本：787×1092 1/16

1988年1月第一次印刷 印张：28

印数：0001—2,200 字数：655,000

ISBN 7-03-000506-6/Q·95

定价：8.60 元

目 录

前言.....	(iii)
第一篇 緒 論	
第一章 生态学和生态系统	(2)
第二章 自然选择和物种形成	(14)
第二篇 生 态 系 统	
第三章 生态系统中的能量流动.....	(44)
第四章 生物地球化学循环.....	(68)
第五章 人类与生物地球化学循环.....	(87)
第六章 环境的影响.....	(104)
✓ 第七章 生态系统.....	(144)
✓ 第八章 生态系统的发展.....	(164)
第三篇 种 群	
第九章 种群的特征、增长和调节.....	(188)
第十章 种群间的关系.....	(232)
第四篇 生态系统的多样性	
水生生态系统——淡水生态系统	
第十一章 湖泊和池塘.....	(258)
第十二章 沼泽湿地、沼泽和酸沼.....	(273)
第十三章 流动的水体.....	(281)
水生生态系统——海洋生态系统	
第十四章 海洋环境的一些特征.....	(297)
第十五章 河口湾、潮沼和沼泽.....	(305)
第十六章 海岸.....	(318)
第十七章 开阔海洋.....	(333)
陆地生态系统	
第十八章 陆地群落的分布.....	(341)
第十九章 土壤中的生命.....	(349)
第二十章 草 地.....	(358)
第二十一章 灌木地和荒漠.....	(371)
第二十二章 冻 原.....	(385)
第二十三章 森 林.....	(396)
参考文献.....	(420)

前　　言

尽管有各种各样可供使用的生态学教科书，并且其中大部分是给人以深刻印象的大部头的教科书〔其中包括我自己的《生态学和野外生物学》（*Ecology and Field Biology*）第二版〕，但是那些阐述生态学的概念，并提供一个有关该学科内容的一般印象的较简短的综述性课本还是需要的，这类课本通常是比较容易理解的，而且能够在一个月期的短时间内讲授完毕。

然而其中还存在这样一个问题，这就是生态学是一门范畴如此宽广的学科，以至于要将其压缩到一简短的课本之中，作者要么不得不删掉大量课题，要么对每一课题浅尝辄止。如果你只是肤浅地将你所要讲述的内容一笔带过；如果你要删掉某些论题，就会被指责为没有全面地论述该学科。但要全面充分地论述以满足不同读者的需要，你还必须在课本中包括生态学所有方面的内容。这就是何以生态学课本近来变得过厚的缘故。

但是本书则不同。它是描述性的，只有几处涉及到数学。我希望本书对于那些想要学一点生态学知识的人是一本基础教材，不过他们应该具有生物学的最基本知识。与此同时，我还一直尽力使对该学科的表述足够严谨，从而能消除这样一类的任何想法，这就是（用学生们的行话来表述）生态学是一门“杂烩”学科。我压缩了某些论题，并省略了我确信本书的一些使用者会认为本应包括的另外一些材料。我删掉了附录，略去了参考读物，明确地砍去了有关生理生态学以及行为生态学的材料，并将有关这些题目的要点放入其它适当的章节中。我还去掉了关于环境影响的大量材料，取消了某些有关种群生态学的论题，并去掉了有关资源管理、能流及人类的论述。对于以上最后两个论题，请读者查阅《生态学和野外生物学》（第二版）和《人类生态学：生态系统探讨》〔*The Ecology of Man: An Ecosystem Approach*（第二版）〕这两本书。

至此，你可能会得到这样一个结论，即本书是《生态学和野外生物学》一书的不折不扣的翻版。由于本书大部分是引自《生态学和野外生物学》一书的第二版，因而你的这个结论在部分上是正确的。但是在部分上你又是错误的，因为从许多方面来说，本书却是一本新书。资料是最新的，加入了新的图表，植物在本书中已得到更大的重视，尤其是在植物统计学上更是如此。我感到，在此书中，植物已经得到与动物同等程度的重视。生态系统仍是将本书融为一体的一个基本主题，但是，有关进化生态学的材料已被移到书的前面，从而使贯穿本书的进化生态学受到更大的重视。我已设法使理论生态学与实用生态学进行比较。虽然实用生态学看来有更多的读者，但是实用生态学必须要以理论生态学为其基础的。现在，在理论生态学中有如此多的令人振奋的新观点，以致任何读者都不应忽视它们。因而，当你在读到有关演替、生态位，或r选择和K选择，以及其深奥题目的内容时，请将它们牢记。

虽然本书是一本导论性的教科书，但是我还是没有象许多简短的教科书那样简略，也没有取消引证的文献和科学名称。虽然这样做可能会不利于本书的通畅描述，但我却持一些充分的理由而甘愿冒此风险。一个理由是属个人性质的：有些教科书告诉我一些使我极感兴趣的事情而又不告诉我其来源，使我不能从中学到更多的东西，我对此深感

失望。第二个理由是，引证能提供一条寻找文献的途径。或许并非所有的读者都会使用它，但一定会有相当多的读者受到激励而使用它。现在我仍然认为引证的文献应置于全书的结尾。尽管这需要作者做出更多的工作，但可使文献索引的使用效率更高。

《生态学原理和野外生物学》一书分为四个部分。第一部分是导论性的。第一章对本书将要出现的内容提供了介绍或摘要，非常简要地介绍了系统分析及系统自动平衡。第二章是进化生态学的介绍，同时引出了贯穿全书的从属性进化的主题。

第二部分是从能流和生物地球化学循环来看待生态系统，包括人类对它们的干涉，对环境、群落结构和生态系统进化的影响。虽然这一部分的编排与《生态学和野外生物学》一书第二版相同，但后一本的读者会发现本书有一些重大的改变。

第三部分论述种群。第九章论及种群的出生率、死亡率、年龄结构、种群生长以及种群个体成员之间的关系。第十章讨论捕食、竞争以及不同种的种群中成员间的相互作用。这类资料大部分取自《生态学和野外生物学》一书第二版，并加有新的材料和新的说明。

第四部分重新又对在《生态学和野外生物学》一书第一版中所强调过的生态系统进行论述。但资料已经进行了重组和扩充，着重于系统结构和系统功能上。第十一、十二和十三章着重淡水生态系统的叙述。第十四、十五和十七章论述海洋生态系统。第十八章讨论陆地生态系统，提供了对生态系统分布的一般看法。以后各章则论述草原、灌丛以及荒漠、冻原和森林生态系统。

由于没有一个教师教生态学课程是与另一位教师完全相同的，因而教师如何使用本书完全依其自己而定。本书虽然篇幅相对地较短，却还是能灵活使用的，足以满足各种导论性课程的需要。为有助于本书在课堂的使用，我已准备了教师指南附于本书。

和其他教科书一样，我撰写此书也有赖于许多人的帮助。从其一开始，本书作者就有赖于几百位提供给本书所需的原始材料的研究者。在引证的文献中对他们均已注明。我非常感谢向我建议什么样的资料应该公布以及改进描述的方式的三位审查者。对于新的照片，我想要感谢伍兹霍尔海洋研究所 (Woods Hole Oceanographic Institute) 和美国森林署 (U.S. Forest Service)。我还要感谢美国生态学会 (Ecological Society of America)、野生动物学会 (The Wildlife Society)、美国科学促进协会 (The American Association for the Advancement of Science) 以及那些允许我改写或采用他们出版物中的图表的出版者和作者。对他们均已记入题注中。

书中的插图是由国内闻名的野生动物插图画师 Ned Smith 和自学成材的自然和野生动物插画家 Robert Leo Smith, Jr. 画的。某些插图则是引自《生态学和野外生物学》第一、二版和《生态学与人：生态系统探讨》二书的。本书的新图表是由 R.L. Smith, Jr. 画的。

Susan Campbell, Pauline Smith 和 Maureen Smith 打印了手稿和题注的修订部分，校对和复核了参考材料。Joe Ingram 促进了本书的准备，哈珀-罗 (Harper & Row) 的 Jeff Smith 和 Brenda Goldberg 关注了本书的完成。

Robert Leo Smith

于西弗吉尼亚州摩根城

1976.8.31

[季 英译 郑慧莹校]

熊秉杰生态学杂文 第一章

从品味国学——生态学

那个——所指也由那个——改为“禁用”；至于说“禁用”的涵义，似乎并不只

限于“现代文明中所禁止的那一个”，而是指“在现代文明中所禁止的那一个”——通乎其

本的、传统的、民族的、地域的、历史的、文化的、自然的、生态的、健康的、美的、善的、真的一类事物。

第一篇 绪 论

何谓“生态学”？林语堂《生活的艺术》（1937）里说：“生态学就是研究生物与环境的关系，即生物如何能适应环境，又如何能改造环境，或被环境改造。”

自东向西（Ecozoic）生态学（Ecology）一词出自瑞典生物学家恩格伦（Engren）的《森林生态学》（1875），他指出森林中各种生物之间存在着密切的相互关系。

生态学是生物学的一个分支，是生物学的一个重要组成部分。生态学的研究对象是生物与环境的相互作用，即生物与环境的相互关系。

《美国科学院院报》（Proceedings of the National Academy of Sciences）上有一篇文章，题为《生态学的定义》（Definition of Ecology），作者是美国生态学家爱德华·泰勒·史密斯（Edward T. Smits），他在文中指出：“生态学是研究生物与环境相互作用的科学，即生物与环境的相互关系。”

生态学的研究对象是生物与环境的相互作用，即生物与环境的相互关系。

第一章 生态学和生态系统

生态学——范围和意义

几乎每一个人都听说过生态学。近年来，它已经成为一个家喻户晓的词——一个出现在报纸、杂志以及无数书籍的名称中的词汇，一个经常在收音机和电视机中听到并用于政治讲演中的词汇。在大家心目中，生态学不过等同于对废纸、玻璃和罐头盒的再利用，收集枯枝落叶，避免水被污染，以及森林被砍伐。没有多少人认为生态学是涉及到自然与生物系统内部之间关系的一门自然科学。

生态学(ecology)这个词是德国动物学家Ernst Haeckel创造的，他将“动物与其有机和无机环境的关系”称为生态学(ökologie)。生态学(ecology)这个词来自希腊语Oikos，它的意思是“家庭”或“家”或“生活的地方”。因而生态学涉及到生物体及其生活的地方。这基本上就是生物体的环境；所以生态学又可以被恰当地称之为环境生物学。环境(environment)这个词和罪恶(sin)这个词一样，包括了大量的内容。首先，环境包括动物的周围事物；这个周围事物又能被动物自身(或植物自身)所改变。对于单个的生物体，环境还包括那些与该生物体同种的个体以及其他种类的生物体。在一个种群内部个体之间，以及不同种群的个体之间都存在着彼此关系。动物以一种社会方式活动，包括各式各样的行为。并且由于所有的生物体都已经适应于环境，又总是在调整对于改变着的环境的适应，自然选择和进化也就成为生态学的一个组成部分。

生态学在一个字典上的定义说，它是研究生活有机体及其环境间内在联系的科学。一个更严密的定义说生态学是“研究有机体及作用于它们而又被它们所影响的全部生物的和物理的因素之间关系的科学(Pianka, 1973)。这样的定义将生态学置于生物学的一个分支学科的位置上。然而尤其在过去的十年中，尽管生态学在很大程度上是在生物学范围内的，但它已经通过吸收其它的自然科学和社会科学的知识而变得范围更加宽广了。当我们意识到人类并非孤立地生存，而是生活于生态系统之中，以及意识到人(*Homo sapiens*)是大地上的优势种，他们不仅改变着其它生物的环境，而且也改变着自己的环境，此时，这种变化就已经出现了。

因为生态学范围如此广泛并涉及如此众多的领域，就象你将对其所下的定义一样，生态学通常被认为相当广义的而不是狭义的。确实，有一位生态学家A. Macfadyan，在他的著作《动物生态学：目的和方法》(1957)中就已经写到：

“生态学家在某种意义上说是一个得到特许的浪子。他任意在植物学家和动物学家、植物分类学家、生理学家、行为学家、气象学家、地质学家、物理学家、化学家甚至社会学家的合法领域中游逛，他从所有这些学科以及其他已建立的和受重视的学科中偷猎。生态学家如何在自己所感兴趣的问题中划定一

个界限以免离题，这确实是一个大问题。”

这篇陈述恰到好处地指出了生态学是一门多学科科学，并且它必然要涉及到今天的环境问题。

生态学沿着植物和动物这两条途径发展。植物生态学家将其注意力集中于植物与植物以及与其环境之间关系上，而对动物对植物群落的影响则了解不多。动物生态学家则着重于研究种群动态、行为以及动物及其环境的关系。由于动物是依靠植物为其食物和其庇护地的消费者，因而动物生态学家倾向于考虑动物和植物的关系。这尤其在生态学的某些领域，如牧场管理、野生动物管理以及林学的某些范围中是如此。

植物生态学和动物生态学都被人为地分为两部分，即群体生态学和个体生态学。〔在植物生态学中的这种划分就是一个好的例子，见R.F.Daubenmire的《植物与环境》(Plants and Environment)，《植物个体生态学教课书》(A Textbook of Plant Autecology) 1959，和《植物群落，植物群体生态学教课书》(Plant Communities, A Textbook of Plant Syneiology)，1968〕。个体生态学着重于研究单个生物体与环境之间的关系，而群体生态学则着重于研究生物体的群体或群落。虽然对于了解个性、种群，或生态系统，二者的知识都是必不可少的，但二者还是已经各自独立地发展起来了。个体生态学是实验性的和归纳性的，而群体生态学则是富于哲理性的和演绎性的。由于个体生态学涉及到单个生物体与一个或多个可变因素，如光或含盐量之间的关系，所以它容易确定以及易于在不论是实验室还是野外，进行实验设计。它已经从物理学和化学中找到了实验技术。群体生态学则是大量描述而不易于进行实验设计。然而随着电子计算机和放射性物质示踪这类手段的发展，群体生态学也已经进入了一个强有力地实验阶段。

系统生态研究是最近的一种研究方法，它着重于通过利用应用数学、现代统计技术，数学模型以及计算机来分析和了解生态系统的结构和功能。在系统生态学中包括用于实验目的的、能表示真实系统的模型的建造。为了有效，模型必须模仿真实的系统，至少要在某种严格的范围之下，包括重要的可变因素以及利用数学来表示。为了提供一个系统的简化图解或预言其变化，都可以建造一个模型。

在生态学中最常使用的一种模型就是其中被分为表示各个亚过程的小格的图格模型。图格模型至少由三部分组成：(1)从包含许多可变因素中选出的状态变量(state variables)，(2)开动系统的外力，(3)连接各个小图格的通道。图1-1即是一个例子，它是一个高度简化了的表示放射性物质通过食物链到达人的模型。可变因素是植被、土壤、草食动物和人。来源，或称开动力，是放射性散落物。当然，也包含用于光合作用能源的日光；然而，若以其为开动力就在模型中不存在放射性物质的吸收了。放射性散落物落于土壤和植被上，植被通过叶子和根系从土壤中吸收污染物。这些存在于植被中的物质又进入到植物的消费者草食动物体内，在这些动物体中，这些放射性物质又逐渐结合到肉和奶中而传送到人。有些放射性物质随人和动物的粪便排出体外。

由于生态学家是与生活的系统打交道，因而可变因素不计其数，而且通常十分复杂。生态学家不能轻而易举的就使用物理学家使用的工具和技术，生态学的实验结果也不能象化学、物理学和数学上取得的结果那样精确。物理和化学上的测定是用于确定环境的可变参数。这些将包括从对各种元素的简单的化学测定到使用象近红外分析仪、自记

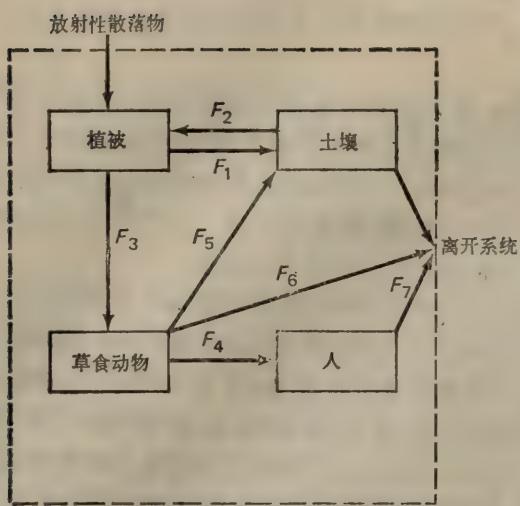


图 1-1 放射性物质通常最终为人的食物链的流动过程。小格表示组成成分或变量；散落物为输入来源，或开动力。箭头表示流动的方向或向量

荧光分光光度计、微弹热量计 (micro-bomb calorimeter) 这样复杂的仪器。矩阵、多元分析以及微积分的应用和计算机科学的应用以至模拟野外条件建立数学模型，提供了对种群内部活动和生态系统功能的新的见解。

由于新工具的发展，使生态学家能够涉足于新领域，并已经激发了研究工作的进行。生态学家利用电子仪器和生物遥感技术，就能够对植物和动物种群进行观测和取样，而不用去伤害它们。放射性同位素使得观测人员能够追踪营养物质在生态系统之中的通行途径，以及测定它们传送的时间和范围。实验室微环境——拟自然生态系统的水生和土壤微生物系统的模式——对于测定营养物质循环速率以及生态系统功能的其

它参数是有作用的。如此现代化的工具正在促进对于地球上的生物的延续是必需的生态学的新发展。因而，长时间被评论为纯描述性科学的生态学，正在取得定量的资料和概念上的说服力，并迅速地成为一门最重要的科学，且在现代科学中占据重要的位置。

生态 系 统

现代生态学将重点放在生态系统上。生态系统 (ecosystem) 这个词是 A. G. Tansley 在 1935 年发表在《生态学》 (Ecology) 杂志上的一篇文章中首先提出来的：

“更加重要的概念是……整个系统（从物理学的概念上说）不仅包括生物复合体，而且还包括构成我们称之为环境的各种自然因素的复合体。……我们不能将它们（指生物体）与它们的特定环境分开，生物与环境形成一个自然体系。……正是如此形成的这样一个系统，它……（包括了）地球表面自然界的基本单位。……这些生态系统（我们可以如此称呼它们）有着极多种多样的种类和规模”。

因而生态系统 (ecosystem) 这个词的 eco 部分表示环境，而 system 部分则表示同等单位的复合体。

系 统

系统是指构成整体的各相互依存部分或事件的集合 (collection)。例如，一架收音机是由一些不同的晶体管、电容器 (transducers)、电线、一个喇叭以及几个控制旋钮和其它一些东西组成。每一个零件都有其专门的功能，然而其作用的表达则依赖所

有其它部分功能的协调。但是整个系统还是不能行使其功能，除非有某种来自外界的输入人物使该系统活动以生产出某种输出物。对于收音机，这种外界输入人物就是电能，有了它收音机才能开动以获取到某种无线电波，然后这些无线电波被转换成输出物——声音。因而，收音机及其所有部分行使功能形成一个完整的系统。生态系统也以一种相似的方式行使其功能。来自太阳的能量，即输入人物，被植物固定并转入动物体中。营养元素则被从基质中提取出来，存储于植物和动物的组织之中；从一个摄食群(feeding group)转到另一个；然后又通过分解释放到土壤、水以及空气之中；以后又重新循环。沙漠、森林、草原以及海洋并不是彼此间相互独立的。一个中的能量和营养物质可以通过一定的途径进入到另一个之中，因而最终地球上的所有部分都是相互联系着的，每一成分都是保持整个生物圈运行的完整系统的一部分。

有两种类型的具有生态学意义的系统——开放系统和控制系统。开放系统依赖于提供输入人物和接受输出物的外界环境。收音机就是这类系统的一个例子。它从外界接受电能形式的输入人物，赖其而活动，并传送出声波到外界。生态系统也就是这样一个开放系统，因为它从一个外界能源——太阳，吸收能量，固定并利用它，并且最终释放热量到空间。如果电源被切断，收音机就不再工作。如果没有日光能，生态系统（以及地球上的生命）也就停止其功能。一个开放系统能够由许许多多的成分或部分成分，它们称为亚系统；每一个亚系统又由许许多多的元素所组成。图1-1就是一个开放系统的例子。

控制系统，它们也可以是一个开放系统，具有某种反馈体系从而使系统自动调节（见图1-2）。它通过某种类型的反馈信号进入系统而使自身得到维持。以这种方式行使功能，就使得控制系统具有一种使之运行的完好状态或固定点(set point)。在纯机械系统中，这个固定点能够被明确地固定下来。例如一个除湿器可以把湿度固定在百分之五十。当室内的空气湿度超过百分之五十时，除湿器的开关便启动风扇使空气通过冷却线圈凝聚成水汽，再由水管将凝聚下来的水排出。当过多的水分被从空气中除去，除湿器便停止工作。这种湿度信号导致除湿器的关闭及启动的反馈称之为负反馈(negative feedback)，因为它在离开了固定点时才停止或开始一种运动。

生命系统具有能够在不同水平上，从细胞到群落，行使功能的控制系统，但它必然是通过生物体来运行的——在生命系统中控制系统的不同点在于固定点不是固定的。然而，生物体具有一定的忍耐范围，称为稳态台阶区(homeostatic plateaus)，在此区间内的环境条件是必须维持的。如果环境条件超出了系统的运行极限，系统就会失去控制。在这里支配系统运行的就不是负反馈，而是正反馈(positive feedback)。正反馈是一种在超出系统固定点或稳态台阶的条件下仍能运行的持续运动，然而在此条件下最终将使整个系统破坏。

生命系统中一个控制的例子就是恒温动物（例如人）的温度调节。人类的正常温度是98.6华氏度。如果环境的温度上升了，感觉器官感觉到，然后输送信号到大脑，大脑对该信号作出反应（非主动地）并将该信号转送到效应器官，从而增加皮肤部位的血流量导致出汗。从皮肤分泌的汗液蒸发了，使身体冷却下来。如果环境温度降至某一点以下，系统内相似的活动就又开始了，这一次则是减少血液流动和引起发抖，通过这种非自主的肌肉运动来产生更多的热量。如果环境温度趋于极端，控制系统就破坏了。如果温度太热，身体就不能够及时地散发足够的热量以保持正常温度。这时机体新陈代谢加

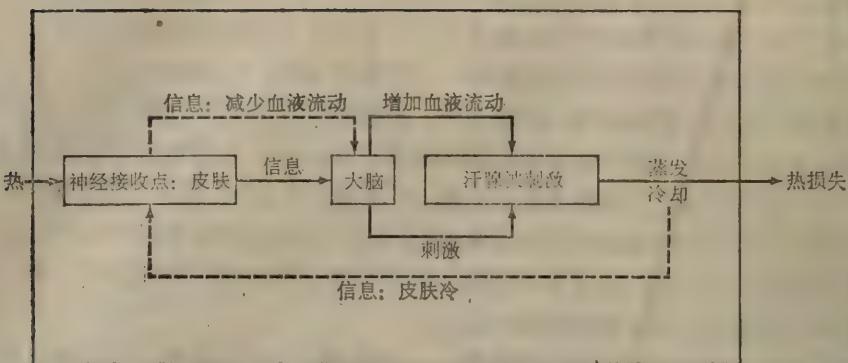


图 1-2 控制系统一例：人类的热调节。皮肤感觉点感觉到热，并将此信号传送到大脑。大脑非主动性地增加皮肤的血流量以释放体内热量到体表，因而增加了皮肤的蒸发量，于是身体冷却。当皮肤凉了，该信息又被回到“射出”血流到皮肤并且出汗的接收系统。在冷的时候，神经接收点将此信号传给大脑，大脑发出刺激通过打抖增加肌肉活动。这就增加了新陈代谢热的产生。由于身体温暖，神经点转达此信息到大脑，发抖便停止。

速，这又增加了身体的温度并且最终导致热昏迷 (hotstroke) 和死亡。如果环境温度降得太低，新陈代谢过程也就缓慢下来，这进一步减低了身体的温度并且最终导致冻毙。

控制系统产生稳定的系统。一个稳定的系统是一个能对发展力量的刺激作出反应，从而使之恢复其原有状态的系统。在自然的生态系统中这种稳定性意味着系统能够经历许多变化而仍然维持一种相似的结构。或者说，稳定性含有持久性之意：即系统极力维持其固有的活动方式。

生 态 系 统

设有二生态系统：森林生态系统和池塘生态系统（见图1-3）。太阳照耀在开阔的池塘水面上，温暖了浅水并为微小植物的光合活动提供了能量来源。这些微小的植物反过来又供养了大量的多种多样的微小的动物。这些微小植物和微小动物又为小翻车鱼、蝌蚪以及水生昆虫提供了食物来源。这些昆虫又为成熟的翻车鱼、青蛙和鸟类所食。翻车鱼和青蛙又成为鲈鱼和苍鹭的食物。香蒲、芦苇和睡莲生长在池塘岸边，为麝香鼠提供食物和掩蔽场所，为野鸭和红翅黑鹂 (redwinged blackbird) 提供筑巢地，并供养着水生昆虫、泥螺以及扁虫等。如果池塘中的水被排干，所有池塘中的生命就都会灭亡。如果香蒲和芦苇由于池塘被填平而消失，乌龟、麝鼠以及许多水生昆虫就会不见了。如果昆虫被消灭，青蛙和翻车鱼的食物供应也就不存在了，并且紧跟着又影响到鲈鱼和苍鹭。而若移走了鲈鱼，则致使翻车鱼种群变得如此之大以致于其生长会受到阻碍。因此，池塘中所有生物体不仅依赖于清澈的池水，而且直接或间接地彼此互相依赖，以维持它们的良好生活和存在。

山坡上的森林的情况与池塘大不相同，但也有许多相似之处。林木和其它植物获得日光能并将其传送给森林的其它成员。鹿以树叶和嫩枝为食；蚯蚓和其它土壤生物则消

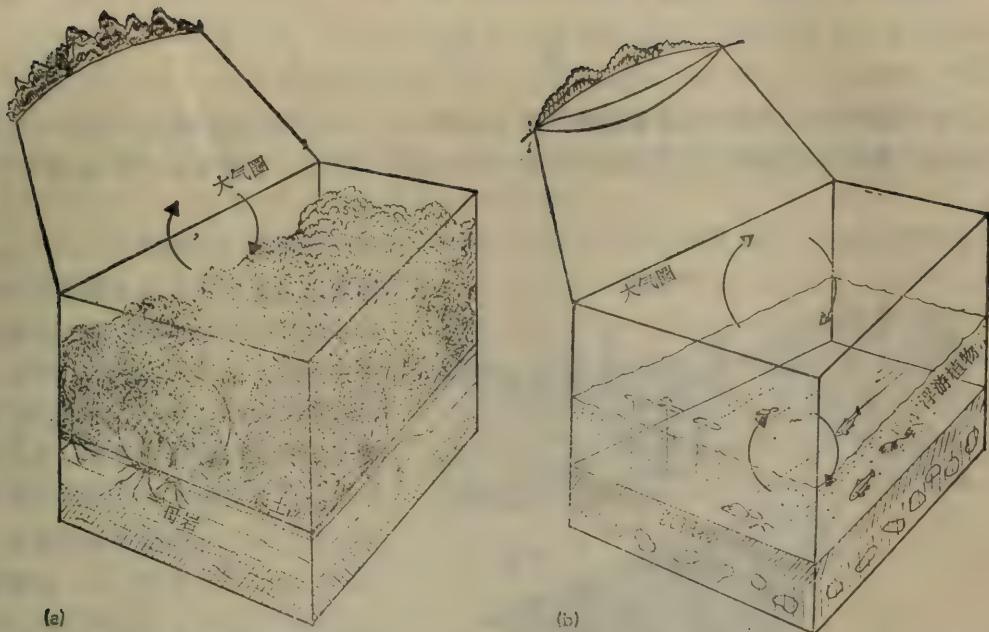


图 1-8 两种类型的生态系统构成生物圈，陆地生态系统 (a) 和水生生态系统 (b) 二者在此以三维空间表示。它们均以光合作用层为特征，在此层中能量被固定，并且还都有一个分解层（林地以及水底淤泥底），在那里物质通过植物而反复循环。二生态系统在大气圈与生产表面之间还有一个界面 (interface)，在分解层和生产层之间也有界面，如箭头所示

耗落叶。昆虫以树叶和树汁为生。森林中的鼠类则吃种子和昆虫，它们反过来又成为鼬和老鹰的食物。森林为许多种动物提供庇护场所，并且改变风和温度的状况。森林植被依赖于那些分解有机物质，并将矿物元素归还到土壤之中的生物。当林木被采伐或被焚毁，森林生境就消失了并且为其它生物所取代。如果鹿变得太多，它们就会过度啃食森林，破坏更新幼树并危及其它动物的食物来源及庇护场所。与池塘一样，所有的森林生物都直接或间接地彼此依赖以维护它们的生存。

所有的生态系统，不论是陆生的还是水生的，都具有四个基本组成部分——即非生物的环境、生产者、消费者和分解者。生产者，即大量的绿色植物，由自养成分所组成，它们固定日光能并利用简单的无机物质制造食物。消费者和分解者由异养成分所组成，它们利用自养生物贮存的食物，重组它，并且最终将复杂的物质分解为简单的无机化合物。这两类基本元素在生态系统之中排列成层。自养生物新陈代谢在上层最为旺盛，在那里太阳光最为有效。在森林中，这一层就是林冠层；而在池塘中则是充满阳光的表层水，那里聚集着微小的植物。异养生物的活动在有机物质聚集积累的地方最为活跃。在陆地生态系统中，这出现在地表层；而在水生生态系统中则在沉积层。

生态系统中的生产者和消费者能被排列成为许多摄食群，每一个都称之为一个营养水平（见第三章）。每一个营养水平在任一时间内都包含一定量的由许多种生物组成的生活物质。这叫做现存量 (standing crop)，通常是用单位面积生物体数量或单位面积生物量来表示。现存量由各种及大量的动植物组成，它们共同组成生态系统的种类组成。

群 落

生态系统中最明显的一部分是生物群落（见图1-4）。它是自然出现的，在同一环境下生活，彼此相互维持，相互依存，并且持续地固定、利用、分配能量的动植物的集合。

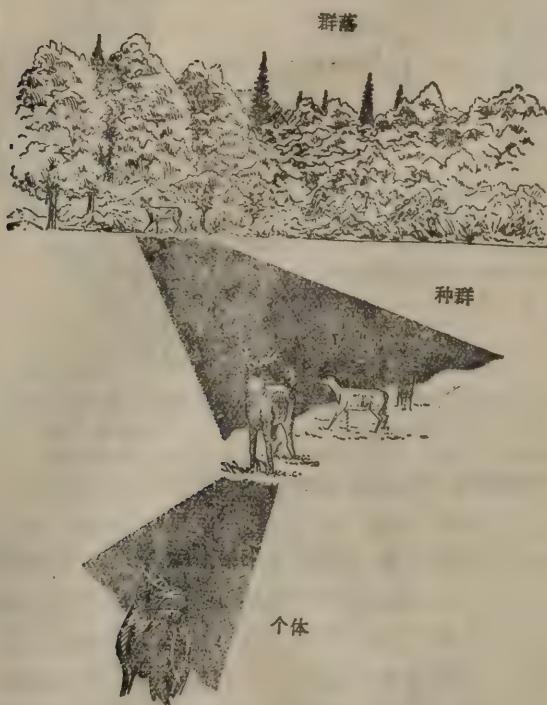


图 1-4 生态系统的有生命部分是群落，它由占据同一境的相互作用的植物与动物所组成。另外，群落还包括植物和动物的种群，每一个生物种的种群均由个体构成。生态学除了调查生态系统的结构与功能以外，还包括研究生物体与环境的相互作用（生理生态学），研究种群的种间与种内关系（种群生态学），以及研究植物、动物和它们的环境三者之间的相互作用（群落生态学）。

一代的旧壳之上。在珊瑚暗礁的裂口和裂缝处生活着原生动物、海绵、蛤、海星、章鱼、五彩斑斓的鱼以及无数其它类型的水生动物。

很少有两个或更多的种共同占优势的情形，尤其是在动物和植物之间。比如草原犬鼠在混合普列利群落中却能引起并保持住一种矮草状态，特别是在它们得到牲畜和牛群啃食的额外帮助的情况下更是如此（Koford, 1958）。

物理性质也可以直接地控制群落。例如河沿岸的淤泥滩，山腰上露出土面的岩石，或水体和海底，那里风和水是控制因子。

在一个群落中从常见种到稀有种的种类排列称之为多样性（见第七章）。一个群落中的种类多样性部分地反映了环境的多样性。环境的变化愈大，种类就愈多，因为这样

在群落的动植物之中，不论在数量上还是在生物量上都只有相对较少的种类是丰富的，而大多数种类都是稀少的（preston, 1948；MacArthur, 1960）。这些生物量丰富的常见种类通常被认为是优势种，并且在群落中，它们可以对其它种类的生物体施加某种影响。在大部分陆地生态系统中，植物是占优势的有机体。在森林中，由于林木支撑着群落顶部的树叶，或林冠，因而影响着到达地表的光量及水分，并且决定提供给其它动植物庇护的类型。优势种还影响土壤结构及其化学组成，反之，这些生物体又生存于森林土壤之中。

偶然也会有一个动物种构成群落的优势群。在热带和亚热带地区清澈、温暖水域中的珊瑚礁就是一个例子。珊瑚礁是由一些小的与水母和海葵有联系的生物系统所构成。这些动物分泌出坚硬、紧密、多刺的骨骼或壳，它们就生活在其中，每一代都将其新的壳建筑在老

的环境提供了更多的微生境。具有大量不同种类的群落通常具有复杂的营养结构。

在任何一个群落之中，小生物的多样性是最大的。昆虫的种类要多于鸟类，鸟类的种类多于哺乳动物，小哺乳动物的种类又多于大哺乳动物，而不论它们在食物链上处于什么位置都是如此。正是由于它们小，这些小生物才能够适应于群落之中小且多样化的微环境形成的生活条件。每一个种都以一种相对不适应于其它种的方式来利用环境。然而所有种类合在一起的个体总数则是基本上恒定的。

在一个群落内不同种类的相对多度部分地取决于这些种类自己。有些种类当条件高度适宜时就迅速乘机生长且生长非常多，而当条件不适时则生长很少 (MacArthur, 1960)。种群内不建立什么平衡，这类例子包括硅藻在污染的水中迅速繁衍，以及旧撂荒地上许多杂草和无脊椎动物繁育的情形。群落结构由那些建立了某种种群平衡的种类最佳地反映出来。在这些种类中，相对多度是重要的。有些种类非常常见，有些则十分稀少，两者之间有一系列处于中间位置的种类。而这些有中等多度的种类在种类数目上要多于极端多度的种类 (Preston, 1948)。

种 群

构成群落的许多群不同的生物体由植物和动物种群组成 (图 1-4)。种群 (population) 这个词，像许多其它词一样，已经变成有多种意义了。从生态学角度考虑，一个种群就是一群占据某一特殊地域的相同种类的杂种繁殖生物体 (interbreeding organisms)。每一个种群都是一个生态系统中的结构成分，通过其进行能量和养分流动。种群是一个自我调节的系统。其存在是由于新的物质不断地补充那些从种群中不可避免要丧失的部分。在一个生态系统之中，稳定性部分地与种群的调节有关。

一个种群能以多种不同的方式来看待。例如，它是一个种群统计 (demographic) 单位。它通过密度，即单位空间有机体的数目，来表达其特点。它拥有某种年龄结构，即某一年龄级与另一年龄级的比例。它还有出生率和死亡率。它经历新个体进入种群的运动——移入 (immigration) 和其它个体迁出 (emigration) 造成的丧失。由于出生和移入加入到种群之中的与由于死亡和迁移从种群之中丧失的，联系起来就确定了种群的生长速率。一个种群可以在不同的时间有相当大的波动，但是如果将长时间的种群个体数进行平均，其数量就会在某一点或长期中间值上下波动。因此种群就以某种趋向于在环境的限制下保持其一定规模的调节机制为其特征。这种调节机制可能存在于种群之中，并且与密度有关 (密度决定)；而种群的波动可能是环境诱发的 (非密度决定)；或者种群波动是由密度和环境二者的相互作用所引起。

由于种群是由可杂交的生物体组成，因而它也可以被认为是一个遗传单位，一个基因库或基因集合，而不是一群个体。每一个个体都携带某一组基因组合，或遗传信息。为一个杂交种群的所有个体所携带的全部遗传信息的总合就是基因库。在有性繁殖中，个体所有的基因在减数分裂和配子形成时联合、交换并重组。当一个种群中的成员相互杂交时，配子结合从而形成新的基因组合。每一代基因库都随机地重新建立。地方的或半隔离的 (local or semi-isolated) 遗传种群称之为同类群 (deme)。通过移入和迁移，基因在同类群之间流动。

种群还是一个进化单位。进化包括基因库的改变和遗传组成的自然表达。这些变化是由环境施加于种群个体之上的选择压力而导致的。如果种群拥有足够的变异性使基因库在需要的时候改变，那么种群将表现为变得更好以适应于环境。选择（能够在种群中产生一种系统的、可遗传的变化的力量）起着一种控制系统的作用。环境的信息被传入基因库，而基因库则报之以变化。

进化的变化包括适应性，或称之为个体在一个特定环境中生存并繁殖的能力。在一个种群中，某些个体在某一范围的环境条件下能够比另外一些个体生存得更好。换句话说，就是它们具有更好的适应性。因而一般说来具有较强适应性的个体会比那些不能这么好地适应，并可能不会生存到繁殖年龄的个体具有更多的后代。随之基因库中的某些变化就会增加，而其它一些变化则减弱，并且导致种群内适应性的加强。由于环境总是不断地变化着，种群也就通过其某些个体的存活而不断地改变其适应特点。种群对环境变化反应的速率决定着该种群生存的能力。

这些不同的特点可以将一个种群与其它种群分开，并可以认为是相对独特形态类型和生理类型而归入不同的类群和种中。在这里，种（species）是指共同生存于一相同环境并与其它类群具有繁殖隔离的可杂交的个体群。个体在它们有可能交配时才能证实为同种。它们与其它种类生存于同一环境中，并相互作用，但不与之交配。它们是一个遗传单位，在其中每一个个体在一段短时间内都是一个内部交流的基因库内容的一部分。

一个种群通过物种形成的过程变得遗传上与其它种群隔离或独立于其它种群。在大部分生物体中这是通过遗传变异、自然选择和空间隔离的相互作用而完成的。一旦一个种形成了，它就通过隔离机理而保持自己与其它种类的区别，这些机理使得其它种类不能与之成功地杂交。它们是形态特性、行为特性、生境选择性以及遗传不相容性。

种群并非一个独立个体的简单集合。个体之间相互作用，以某种方式互相交流、交配，并且在交配、地域以及食物上产生竞争。这些个体之间的关系被表达为“社会行为”。它包括侵略性和驯服性的表达，种群个体成员中优势和亚优势的表达。它导致影响一个个体得到配偶和取得食物能力的社会等级的形成。它通过护土行为导致生活资源的划分。由于社会行为包括种群内成员之间的竞争关系，因而竞争对于个体成功地生存和繁殖具有很大的重要性。以此方式，社会行为受到自然选择的影响并且影响着自然选择。社会行为还易于使一个种类独立于其它种类而存在，因为某些行为方式仅是一个种类所特有的。与此同时，社会行为还导致种间为生活资源而产生的竞争。

在群落内，种群各自占据着特殊的地带。一个种群生活的地方以及其周围环境，无论是生物的还是非生物的，都是该种群的生境。黄褐森鸫（Woodthrush）生活于落叶阔叶林中，酢浆草（wood sorrel）生长于冷且茂密林中的酸性富含腐殖质的土壤中。甚至在一个特定的群落内，某些生物体的分布也可能是十分局限的，这是由于水分、光以及其他条件的微小差异所致。这些局部的地区称之为微生境（microhabitat）。

除了占据空间以外，群落内各个种的种群还行使某种功能。生物机体的所作所为，或者说有些与人类相似，它在群落中的职能（occupation）是它的生态位（niche）。有些种类占据着非常广的生态位。它们可吃许多种食物，植物和动物；如果它是草食动物，则吃许多种植物。另外一些种类则占据着具有高度限制性的生态位。例如，丘鹬具有一个

敏感的、有弹性的嘴以适于在松软的土壤中搜索蚯蚓，后者是其主要的食物。通过长时间的进化，生物都已经有了各自的生态位。因为在一个群落之中没有两个种类占据相同的生态位，所以每一个种都或多或少地去补足另外的种所未充分占据的生态位。在非洲的草食动物中这种互补达到一种高度精确的程度。由于每一种动物都以最好的饲料植物为食，因而它们利用了从短命的一年生植物和禾草到合欢树所有的植被类型(Darling, 1960; Talbot and Talbot, 1963b)。长颈鹿主要以乔木为食，犀牛以灌木为食，角马食草。甚至在那些生活于同一食物级上的动物中，食物也是互补的。红燕草麦 (Red oat-grass) 是角马、羚羊 (topis) 和斑马的主要饲草种。角马主要食用这种草的短小、新鲜的叶子，当其较为成熟叶子超过四片时，斑马吃它。但当它干枯时，斑马和角马就都不动它了。然而这时羚羊 (topis) 最喜欢吃。

正像生态系统具有一些基本成分一样，它们也包含基本的和重复 (repetitive) 的生态位。通过自然选择，不同的动物（尽管有些可以是同属一属）在相隔很远的不同的生态系统却占据着相同的生态位，并行使相似的功能。例如，北美山地的狮子以鹿为食；而非洲的狮子则以平原上的羚羊和角马为食。动物在不同的生态系统中具有相同的职能被称之为生态等值 (ecological equivalents)。

有机个体

虽然种群综合起来构成群落，但是人们最为注意的还是单个的生物体(见图 1-4)，它反映了种的形态及生理特性。人们确定了种和种群，因而就通过代表这些种和种群的个体来确定群落的组成。在种群中，单个生物体表现出各种遗传变异。它是自然选择作用的单位。它对环境的刺激作出反应，并且所有个体反应的集合形成种群对环境的反应。

个体反应了种群或种对于其所生存的环境的适应性。植物和动物生活于荒漠地区的能力，导致它们对热和有限的水分供应的适应性。生存在北极地区的能力，导致了植物最大限度地利用短暂生长季节的适应性和脊椎动物保持体内热量的适应性。植物种群和动物种群日活动和季节活动的时间变化是通过个体对光周期的反应而调节的。

动物对环境的反应比起植物来更为可见，由于动物通过行为来对突然的变化做出反应。行为对于动物生态学来说是固有的 (intrinsic) 的。它涉及到动物成功地照料自己，为自己寻找合适的庇护场所，得到食物，躲避敌人，求偶和交配，以及照料幼仔。行为是部分地导致动物间竞争和控制种群密度的一种机制。

动物的行为，就如同它的结构一样，是自然选择的结果。恐怕更加经常的是结构与行为共同进化，结构影响行为，反过来，行为又影响结构的发展。为了对自然的和社会的环境变化作出反应，动物必须首先通过其感觉系统——视觉、味觉、嗅觉、触觉、听觉，来接受来自环境的刺激。这些刺激被传输到运动器官，然后又传到肌肉系统，最后由运动器官对刺激作出反应。动物感觉器官的种类，其中枢神经系统的复杂程度和组织如何，以及运动器官的类型和发达程度决定着动物能够对环境作出反应的方式。因而一个动物如何理解这个世界并对之作出反应，是限于其眼睛所见到的，其耳朵所听到的，以及其味觉、听觉和嗅觉器官能够反应出来的环境。正因为如此，这个世界展现在

其它动物面前就不同于其展现在人类眼前。什么是可见的以及什么对它们最重要，恐怕是人类难以理解的。就像Jacob Von Uexkull提出的一样，每一个动物都生活在自己感官认识到的或感觉的自我世界中并对它的环境 (Umwelt) 作出反应。

但是反应并非总是完全彻底地由结构所控制。种，甚至种内的个体，尽管它们表现出结构上的一致并且生活于同样的自然环境之中，也可以对相同的环境刺激作出不同的反应。侵略性或驯服性，求偶时的活力或抵抗力，以及学本领的能力并不是完全地与结构相联系在一起的。通常个体行为的格局是由遗传确定的，它们的相貌、保持力以及进一步的发展是由自然选择的力量来影响的。行为成为生物为了生存的一种机制，并且长时间的自然选择有利于形成种的最佳适应行为格局。

人与生态系统

如果人们仔细观察一下空地或路边的景观，就不能忽视这样一个事实——人类，地球的主宰生物。通过覆盖了地球大部分的层层烟雾和尘埃以及遍布陆地的人类种群的阿米巴式的增长，反映了其优势。大面积的自然植被被变成耕地；自由流泻的河流被筑起大坝而形成了巨大的湖泊。为了开采矿物，山脉和丘陵被削去；现代文明的垃圾和废石充斥这个星球。在地球上有些地方依然保持着自然状态；有些地方已是人为的景色；而另外一些地方则面貌全非了。

这只不过是人类的可见影响，更多的则是他们带来的不那么引人注目的细微变化，他们将过多的某些元素，如汞、铅和镉引入生物化学循环。他们还加入了生物根本不能够忍耐的化合物质，如氯化碳氢化合物。

在人类来到地球上的二百万年间，他们已经把地球改造成他们所设计的那样，在大多数他们所占据的地方，他们自身就是万物自然系统的一部分，他们是营养物质循环的一部分，并且象其它人类与之分享地球的消费者生物体一样，人类也有其在自然能流中的一个位置。由于人类的技术发展以及其对环境控制能力的增长，他们破坏了自身也是其中一部分的自然生态系统，并代之以简化了的生态系统。这些系统中的组分成为人类所需要的动物和人工驯化了的植物，没有人类的照管，这些动植物就不能生存。人类使用诱导或消除动植物竞争者的方式引导能流到达他们自己的终点。人类的干涉打扰了营养物质循环，因而使用肥料来支持或代替自然的养分循环。为了使收益不断增长，他们用使役牲畜来增加能量输入，并且随后又用使用矿物燃料的动力来取代牲畜。当人类种群的大部越来越集中于远离其食物供应来源的地方时，人类就必须发展机械和公共机构来分配食物。这个过程使得食物的矿物元素转移到远离其原产地的地方，并把过量的垃圾投入水生生态系统。这导致了自然水体的富营养化，富营养化使水生生态系统退化，并且使人类使用的水受到污染。人类食用鱼类和草食动物使得它们几乎达到了灭种的地步，他们还使用毁坏其它生物种类的生境的办法来诱捕或消灭它们。

现在，处在地球主宰位置上的人类开始发现他们自己正处于一场生态大灾难的边缘。但与此同时，他们却仍在使他们的环境恶化，耗尽一切可以开发的资源，他们正在使污染上升到地球所能接受的最高程度——并且使污染在地球上无处可去。其结果就使人类这个生物将发现，要适应这个被自己改变太迅速的环境是困难的。然而，有些迹

象表明人类正在慢慢开始认识到他们并不是与自然分离的，而是其中的一部分。他们正在发现他们是许多生态系统中的一个功能（甚至可能是失灵的）单位，其活动必须与其功能相协调。经营管理下改造的人工或自然生态系统必须从其功能过程中对系统中所有成员都有益，这在自然生态系统中是常见的。要达到这一目的，人类必须不断发展对自然生态系统的理解，并且重视它。如果人类想要生存，他们就必须在自身也是其中一部分的生态系统的结构之内工作。换言之，他们需要发展一种生态系统研究以便经营管理地球。

〔季 英译 郑慧莹 校〕

第二章 自然选择和物种形成

生命的进化：概论

在我们看来，地球好象是不变的。海浪拍击堤岸，表面看决无变化。驰名的山峰，过了几世纪，看上去还是老样子。即使本地的山、河以及别的地貌也象是景色如故。但是，地球过去并非一直是今天这个样子，将来也决不会是现在的面貌。因为，尽管地球的变化很慢，但它总是不断地变化着。地球的物理性质，它的各大海洋和陆块，它的植被和动物，都随着时间的流逝而发生了根本的变化。以往的各种变化，已经影响到今天的生态系统。

地质学家们估计，地球的年龄大约是46亿年（表2-1）。生命形成于30亿年前的前寒武纪后期。在前寒武纪，地球内部重组、大陆和洋盆发展、大气和水圈形成，并且，在40亿年前至300亿年前的前寒武纪更后一些时期，演化出了生物前体化合物，再后一些时期，出现了自养型生物。在27亿年前和20亿年前之间，产生了原核生物（没有染色体和核的）细菌以及能进行光合作用的蓝-绿藻。在18亿年前至10亿年前出现了真核生物（有独特的核和染色体的）有机体。前寒武纪末，突然出现了后生动物，这是古海洋中的一种变形的和复合的动物体，它的出现，标志着古生代开始了。

一个世代接着一个世代，在古生代演化出了已知最早的鱼类、最早的两栖类、最早的爬行类、最早的昆虫类、最早的陆生植物，并出现了大煤林。到古生代末期，古爬行类已很繁盛，表明中生代（爬行动物时代）开始。中生代始于2亿3千万年前至7千万年前之间。这是各种恐龙出现和灭亡时期，也是各种被子植物（有子房的植物）兴盛时期。继中生代之后是新生代，这是哺乳动物的时代，新生代从7千万年前延续至现代。这段时间，是哺乳动物兴盛和现代化时期，是地球发展史上的光辉灿烂时期，亦是人类出现的时期。新生代的最近时期是更新世和全新世（即现世），只有2百万年的历史，其间发生了一系列复杂的环境变化、动物和植物区系的地理迁移，以及人类的迅速进化。

正如化石记录所揭示的，生物的分布说明，地质年代早期的陆块分布与当今大不一样。在植物时代，即古生代的二叠纪，南方与北方各陆块上的植被并不一致。为什么会有这种差别，为什么南大陆被冰川覆盖？只要搞清楚当时地球的陆块是以和现在不同的方式连接在一起就能得到解释。

大陆漂移

1924年，德国天文学家和气象学家Alfred Wegener指出：假如大西洋两岸的南美大陆与非洲大陆的大陆架，以前曾是象拼板玩具木块一样严密地拼合在一起的话，那么，在

表 2-1 地 质 年 代 表

代	纪	世	年代 (百万年)	主要 生 物	
				植 物	动 物
新生代 哺乳动物时代	第四纪	现世	0.01	农作物	家养动物
		更新世	2		冰期——最早的真人；哺乳动物先处于混合状态，尔后分散开
		上新世	10	出现草本植物；森林扩展	哺乳动物的最发达期；类人猿向各方发展
		中新世	25	最早的大面积草原	
	第三纪	渐新世	35		哺乳动物现代化；哺乳动物为优势动物
		始新世	55		哺乳动物超群
		古新世	70		哺乳动物发展；恐龙灭绝
中生代 爬行动物时代	白垩纪		135	出现被子植物或开花植物，裸子植物衰落	恐龙类达到高峰；出现最早的蛇
	侏罗纪		180	苏铁类繁盛	最早的鸟类和出现哺乳类
	三叠纪		230	出现裸子植物，种子蕨类衰落	最早的恐龙；爬行动物突出
古生代	二叠纪		280	针叶树成林；苏铁类为主	最早的爬行动物大发展
	石炭纪				
	晚碳纪		310	鳞木、封印木和菖蒲类占优势；沼泽林	蟑螂时代；最早的爬行动物
	早石炭纪		345	石松和种子蕨类繁盛	
	泥盆纪		405	最早森林扩展	海百合类和苔藓虫类的高峰
	志留纪		425	已知最早的陆生植物	最早的两栖类；昆虫和蜘蛛
	奥陶纪		500	藻类、真菌类、细菌类	最早的陆生动物（蝎子）
	寒武纪		600	藻类、真菌类、细菌类；陆地地衣	已知最早的鱼类；三叶虫类的高峰
					三叶虫和腕足类；海生无脊椎动物
前寒武纪	晚期			藻类、真菌类、细菌类	已知最古老的化石
	早期		4500	细菌	未见化石

过去突然分开的这两侧边缘上的许多地理特征应是连续的。曾被各大洋分开的各种相似的动植物的化石和不同时代的各类化石被带回到一块。Wegener提出：在二叠纪和更早一些时期，地球的各陆块是紧挨在一起的一大块陆地，即联合古陆，它被一个大洋——全球洋包围着。过了几个世代之后，这个陆块分裂了，并漂移到了现在各陆块所处的位置。由于Wegener不是地质学家，而且他对地球表面以及洋底的情况几乎不了解，因而他的学说没有得到公认。但是，随着有关地球内部和地壳，化石、古地磁（古代岩石

的磁向)诸方面研究资料的不断积累,这一学说又时兴起来,至今仍然得到广泛的承认。

自1956年起,古地磁学和地震学的种种发现、洋底年龄和延伸的确证、海洋里地球最大山脉(它贯穿大西洋全长,穿过印度洋,经过新西兰南面直达加利福尼亚海湾)的发现都表明,Wegener的学说看来是有道理的。1962年,H.H.Hess证明,海底的延伸是在地幔隆起过程中造成的。某种内流把洋底从山脊带走,而附近岩圈正以大约相同的速度吸收其余的表面物质。他设想,陆地象漂浮在地幔上的一块块轻硅质岩。

大陆漂移的现代理论认为,地球的外壳可以分为六大块和许多小块,每一块象一刚性板块一样运动(图2-1)。每一大板块包括一两块大陆和毗邻的洋底。在洋底发展处的各大板块之间的边界以中央海脊为标志,在这个部位,各断块分开运动。在地壳被重新吸收处则以山脉和岛弧为标志,在这些地方,各断块一起运动。因此,地球上的大山脉现在都被认为是正在或已经挤在一起的以前的洋盆位置的痕迹。

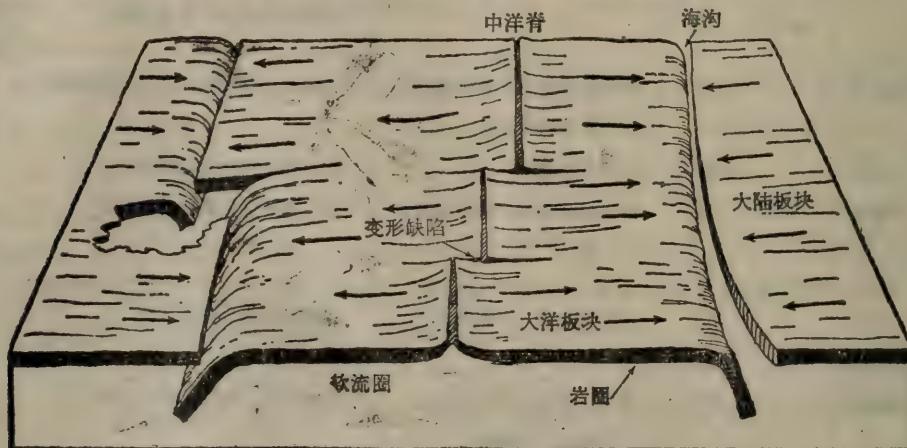


图2-1 根据全球构造理论的板块学说,地球的外壳(洋壳和陆壳)系由漂浮在已经变形的、无强度的软流圈上的一块块板状坚实脆性岩圈组成。全球有六大坚实板块,其中的每一块都象水一样移动,而且,当它们掠过软流圈时,甚至可能旋转。这些板块可分开移动,这时加宽板块间的缝隙;它们亦可一起移动,这时使地壳沿板块破裂;它们还可滑过另一板块。在洋底下而分开的板块产生中洋脊;板块会合处,一板块的一端向下弯曲挤进软流圈(引自A.N.Strahler, 1971)

大陆和气候的变化

某种证据似乎表明,在古生代的较早期(表2-1),有三块孤立的陆块:亚洲、北美和欧洲,以及冈瓦纳古陆,后者包括今天的非洲、南美洲、澳大利亚、新西兰和南极洲。在二叠纪,这三块断块结合,耸起了加里东山脉,乌拉尔山脉和阿巴拉契亚山脉,并形成单独的陆块——联合古陆。在4亿2千万年前的古生代,北美和非洲一起紧挨在南极周围,而冈瓦纳古陆的其余部分则远离南极,趋向赤道(图2-2)。慢慢地这陆块向南移动,以致到了3亿4千万年前的石炭纪,非洲已经全部移过南极,而南极洲就在南极的这个范围内。冰川覆盖着南美洲的南部、非洲南部、印度和澳大利亚;而欧洲和北美洲位于赤道沿线(图2-3),在这些地方,气候温暖、湿润,并无季节性,其大部



图2-2 二叠纪和三叠纪时期的联合古陆图。图中未画出东南亚，因为它在这个时期的位置是不固定的。虚线表示现在的海岸线轮廓。注意：由北美和欧亚古陆组成的劳亚古陆与由非洲、南美洲、南极洲和澳大利亚组成的冈瓦纳古陆是联在一起的。一列黑圆点线表示从寒武纪到侏罗纪期间南极的连续位置(依Cox等1973年的图重绘)



图2-3 在晚石炭纪和早二叠纪，冈瓦纳古陆地的块状陆块部分被冰川所覆盖。虚点线内为一块大冰川，箭号表示推论的冰流方向，黑圆点及连接它们的虚线表示漂移中的南极极点和位置(引自A.N.Strahler, 1971)

地区由沼泽和诸如鳞木 (*Lepidodendron*)、封印木 (*Sigillaria*)，以及针叶树的祖先科达树 (*Cordaite*) 这些高大乔木占优势的热带雨林所覆盖。

由于联合古陆向南移动，它开始以每年 5—10 厘米的速度缓慢地分裂（图2-4）。在这单一陆块上，最初的分裂好象是发生在中生代中期，当时，北美洲和非洲已分开形成大西洋的最初海峡带。非洲与南美洲一直联到侏罗纪末，但是漂移一直在南大西洋进行着。到了中白垩纪，非洲与南美洲已经分裂。到晚白垩纪，格凌兰南部开始与布列颠群岛分裂，并向北移动。直到早新生代的某个时期，南美洲还仍然和南极洲粘连在一起，可是到始新世最终还是分开了。非洲与南极洲早在中侏罗纪和中白垩纪之间就分开了。



图2-4 在1亿5百万年前的中白垩纪，联合古陆不仅与冈瓦纳古陆分裂并向北移动，而且还开始分开，形成单独的大陆。虚线表示现在的海岸线；阴影区表示陆缘海（引自Cox等，1974）

大陆的分裂和向北漂移，导致广泛的气候变化，因而影响到进化中的动植物。在整个中生代，尚无明显的植物区系和动物区系的区域。因为在中生代的大多数时间里，陆地虽然部分已分开，但还是一个整体，并无有效的天然屏障把动物与植物分隔开来。山脉位于联合古陆的脊地周围。虽然浅缘海侵吞陆地，特别是在中生代后期，但从地质学上来说这种侵吞作用是短期的，并不能有效地打乱动物的分布；气候也温暖而均衡，大部分地区是热带到亚热带区，连阿拉斯加沿岸也如此。这样的一些条件，就使得大型爬行动物和早期的哺乳动物能够在各陆块上自由自在地迁移。

但是，到了晚白垩纪，由于各大陆的陆块分开漂移，各种条件也就开始发生变化。中白垩纪时的温暖亚热带气候，到后期变成了暖和的温带气候，这种较冷的气候，标志着大爬行动物的末日到了。当白垩纪进入新生代的古新世时，发生了更大的变化。在早白垩纪和始新世之间，原来裸子植物和爬行动物繁盛的、联在一块的那块单独的陆地，变成了开花植物（被子植物）和哺乳动物兴盛的、分离开的多块陆地。大陆的漂移有效地将

植物、动物种群分隔开了，而且有效地促进了不同植物区系和动物区系的发展。

气候变化甚至更大。沿海陆区，气候变化适中或较小。新形成的山脉妨碍降雨的型式，加速了背风面沙漠和草原的发展。南美安第斯山的隆起，造成了干旱和较冷的气候，因而加快了该大陆东部草原的发展，这是迄今尚存的一种情境。由于此陆块北移，前缘到了高纬度区，于是该陆地就被巨大的冰川覆盖了。由于冈瓦纳古陆南移，其南部地区也就被覆在冰窟之下。在晚白垩纪期，冈瓦纳古陆已经破裂，唯一完整的一块大陆是北美-欧亚大陆，现称之为劳亚古陆。

在冈瓦纳古陆分裂以前，被子植物有过一次突然爆发的进化辐射，它们排挤掉了裸子植物，并且显然是在分裂前就扩展到了整个大陆表面。因而，有被子植物四个科——菊科、禾本科、豆科以及莎草科遍布全世界。在冈瓦纳古陆分开时，南半球各分开的陆地上具有相似的植物区系。劳亚古陆上的植物区系的进化稍有不同。劳亚古陆上保留下了起源于科达树的针叶树，这种针叶树不能越过较为炎热的赤道区向南扩展。在劳亚古陆和冈瓦纳古陆分裂开的侏罗纪和白垩纪期，由于覆盖欧洲南部和非洲北部的浅海的周期侵吞，这一道屏障加固了。因为劳亚古陆北部的气候比较冷，所以遍布欧亚大陆北部和中部地区的是一种更为不同的植物区系。后来，一个浅陆缘海——乌拉尔山以东的图尔盖海峡把北美东部和欧洲中部与亚洲和北美西部隔开，引起了两个分开的植物区系范围的发展。

植物早在大陆分裂开以前就已经遍布全世界，但是哺乳动物却没有。直到恐龙灭绝，动物也从未取得任何重大的成效，尽管当时沟通各地大陆分开处的通路仍然完好。最早的哺乳动物——有袋类面临着与更先进的有胎盘类动物的竞争。在大陆分裂开以前，有胎盘类哺乳动物确实就已经占有优势。有袋类动物原本是不会幸存下来的。但是，因为有袋类动物显然在这块大陆分开以前就已扩展到了南极洲和澳大利亚。虽然向南移动的南极洲是寒冷的，限制了陆栖哺乳动物的发展，然而，与其它大陆分隔开来的澳大利亚却是有袋类动物得天独厚的安全地带。这里没有有胎盘类动物与之竞争，因此，有袋类动物能发展成各种各样的型式，并且能占领类似于别的地方有胎盘类动物占据的小生境。

与此同时，生存在北美和南美洲的有袋类哺乳动物，除负鼠以外，全部被有胎盘类哺乳动物取代了。在新生代较早期（第三纪），与北美分开的南美洲，生活着各种各样、无可匹敌的有胎盘类哺乳动物，包括原始的有蹄类捷兽（*Thoatherium*）和箭齿兽（*Toxodon*）。自从这两块大陆之间的陆桥——巴拿马地峡露出水面以后，这些动物就再也不能与从北美迁移来的更先进的有胎盘动物竞争了。尽管这种竞争导致某些种动物灭绝，但是，对发展中的动物区系的主要影响是北部陆块上迅速变化的气候。旧大陆热带区的动物区系仍不受气温大变化的影响，尽管始于渐新世和中新世的非洲的日益严重的干旱使热带森林变成了草原，但在草原上却逐渐发展了各种有蹄类的巨大兽群，并最后进化成了人类。

欧洲、北美和亚洲依然连接着，从而使得动物可以从一个地方向另一个地方迁移。直到早始新世，北美与欧洲还由格陵兰和斯堪的纳维亚连着。在那时，北美显然是有胎盘类哺乳动物的早期发展中心。它们从那里扩展到欧洲。在这个时期，亚洲与欧洲虽被图尔盖海峡隔开，但靠西伯利亚和阿拉斯加之间的白令海陆桥得以和北美相通。然而，



图2-5 5千万年前的下第三纪（上始新世）时的地球。虚线表示现在的海岸线。阴影区表示浅陆缘海。这时期，北美与欧洲大陆已分开，南美与非洲完全分开了，澳大利亚与南极洲已分开（引自Cox等，1973）。

寒冷的气候阻止了哺乳动物区系从北美向亚洲迁移。

中新世是变化更大的时代。北大西洋与北冰洋相连，把欧洲与北美分隔开（见图2-5）。在欧洲发展的新的哺乳动物群不能迁移到北美。但是，在地球发展史的这个时期，图尔盖海峡干涸了，从而使得欧洲的哺乳动物能够进入亚洲。同期的气候又变得温暖和潮湿了，半热带雨林扩展到了阿拉斯加，热带的各种条件向北延展远至英格兰。白令海陆桥的气温竟然如此暖和，以致促使哺乳动物从亚洲迁移到北美。在渐新世，气候重又变冷，因而限制了哺乳动物定期迁移到寒冷区，并且使得热带型植物从北方大陆上灭绝。从渐新世到上新世，寒冷的趋势在继续。动物从欧亚大陆向北美的迁移，只限于一些能耐寒的物种，如猛犸和人；该大陆上的植物区系基本上是现代的这样一个区系。上新世的寒冷一直延续到大冰期到来的更新世。

更 新 世

在地球史上，紧跟上新世的一个重要时期是更新世。陆地上升、大小作用以及气候上的悬殊差异，都给动物、植物区系构成了重重压力，然而，这些压力远没有随之而来的大冰川所构成的压力大。当冰川形成时，北欧和北美定期变成了极地区域（图2-6）。温带森林向南退缩，先是被北部林（寒温带针叶林）取代，后被冻原取代，最后被冰取代。地球史上，这种冰期不只出现过一次，至少出现过四次。冰川从一个地区冲走岩石，又在另一个地区沉积下来。它破坏山麓，夷平山谷，开劈湖泊（包括美国大湖），改变海平面和水温，在后期，在与冰川接壤但未被冰化的地区余留下极地气候。这就是猛犸、披毛犀、柱牙象、王翼犁、马、骆驼、西猯、剑齿虎以及狼生存的时代，也是人类



图2-6 更新世时，北美洲北部被四块冰川覆盖。每一冰川的边界常以尾迹标明。

最后的，而且也许是最有意义的冰川是威斯康星冰川，如线标明

(引自A.N.Strahler, 1971)

迁入北美大陆的时代。

更新世发生过一次大的动物灭绝。象刚才提到的一些动物已在地球上灭绝了。研究第四纪（更新世和现世）的一些学者认为，发生这次动物灭绝的原因，是气候的变化和威斯康星-武姆冰川撤退产生的各种影响；另一些学者则指出，气候的变化，只是这次动物灭绝的次要原因，一些大型哺乳动物大量消失的真正原因是人类的大量捕杀。有一位叫Paul S. Martin的权威人士指出，这种捕杀在北美和南美洲极为显著。有四种更新世时期的哺乳动物——披毛犀、猛犸、巨鹿和麝牛——在旧大陆全部灭绝了。在新大陆，所有更新世的哺乳动物中，则只有麝牛幸存下来。麝牛之所以能幸存下来，是因为它们随着后撤的冰川也向北撤退，从而把人远远地抛在后面。Martin提示：在1万1千年前和1万年前之间，人类以波浪式前进的方式席卷北美洲和南美洲（图2-7）。如果人类群体与其他迁移中的物种群体出现同样反应，则人口的增长就极快，而且在靠近推进的前沿区密度最大。前沿推进到底多快，这取决于食物的丰富程度和环境的利弊。Martin曾假设，推进的前沿可保持将近十年的稍许稳定期，在这段时间里，人类消耗或消灭大型兽群。而后，再把前沿推进到一新的地区，在那儿一直住到当地的各种动物被消耗完为止。同时，由于食物源耗竭，人口也就随之急剧下降。

这个假说已经受到了挑战。Critics争论说：很难想象，原始人能通过捕杀所有的个体来消灭一个物种，尽管他们用来捕杀动物的各种方法造成相当大的浪费（当时捕杀动物的普遍方法是将动物赶下悬崖摔死或用火围烧兽群）。有人则提出第三种假说，认为多数哺乳动物的灭绝既与气候变化、冰川有关，也与人的出现有关。环境的各种压力降低了哺乳动物繁殖率，人的捕杀减少更新世以来从未恢复过的哺乳动物的数量。有一种



图2-7 更新世时期，人类南下推进到北美洲和南美洲大陆示意图
(引自P.S.Martin, 1973)

理论提示，人类选猎猎物的方法虽然确实促进了幼兽的大量繁殖，亦确实使某些草食动物的数量增加，甚至超过了其他动物的数量，但很可能是，过多的移民的确减少哺乳动物的数量。有证据表明，大约1千3百年前，奥萨克斯(Ozarks)东南部的印第安人捕食白尾鹿肉是非常大量的。

人是捕食者，又补充自然界的捕食动物——狼。和大多数大捕食动物一样，狼主要捕食老、幼、病弱个体。印第安人，由于挖的是老式露天陷阱，也主要是捕捉1—4岁的单个动物。因此人和狼是无竞争的、互补的捕食者。他们一同作用，把鹿群控制在栖

息地承受能力以下的某种水平。如果人与剑齿虎、狼和其他动物是互补的捕食者，他们一同作用所产生的捕食压力就能大大超过大型草食动物所能抗御的压力。大型哺乳动物消失，人口急剧下降，大型捕食动物灭绝。

自然选择的本质

前面对地球上过去发生过的各种变化的粗略回顾，旨在强调植物界和动物界都随着时间的消逝而演变。随着环境条件的缓慢变化，植物和动物区系亦在变化，要么适应新的条件而生存下来，要么因不能适应新的条件而灭亡。地球现在也还在变化着，大陆也还在漂移，而且由于掌握了各种技术的人们的大量干预，各种环境条件正以比过去更快的速度变化着。生物体要作为一个物种保存下来，它就必须随变化的环境而改变。问题是许多环境条件的变化太快，以致生物体来不及适应这种变化。

适应是各生物体与其周围环境相互作用的结果。如果某一生物体能耐受一定条件到这样一种程度，即在这种环境条件下，它不仅能作为单独个体保留下，而且能给它所在的群体留下成熟的、能繁殖的后代，那么它就能把它的遗传素质贡献给这个群体的基因库，因此也就能适应它周围的环境。如果某一生物体留下极少的或不成熟的能繁殖的后代，那么它对这个群体的基因库的贡献就极少或根本没有，因此它就很少或不能适应周围的环境。给群体的基因库贡献最大的个体被称为最强适应者，而给群体的基因库贡献很少或没有贡献的那些个体被称为最弱适应者。任一个体的适应程度如何，通过其繁殖的后代来衡量。这就是自然选择。这不是各个体自身的存留，而更确切地说，是差异繁殖——留下最多后代的能力。

在一个群体中，选择可以三种方式进行。给定一个最适中间遗传型，就可以牺牲两个极端促进此表型的平均表达，在这种情况下，选择是稳定的。或者，选择可以是定向的，这种方法，是以牺牲所有其他的部分促进一个极端的表型的表达。在这种情况下，假设有两个有效种的可遗传的变异，那么平均表型就移向这个极端。第三种方式是分裂型，对两个极端有利，虽然不必同样的程度，但是以牺牲平均表型为代价的（图2-8）。

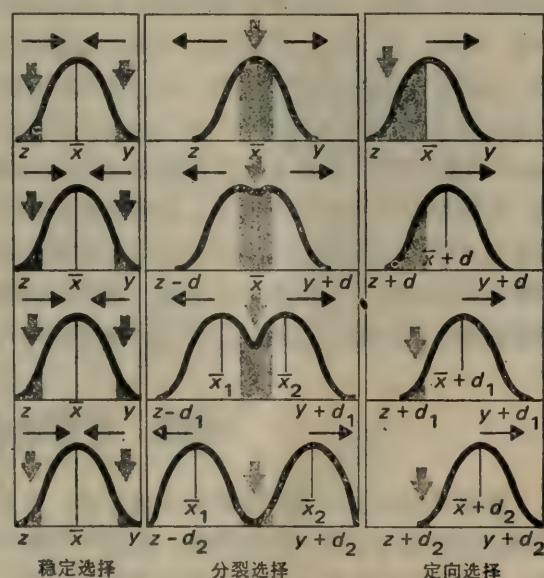


图2-8 三种主要类型的选择。稳定选择时，环境对靠近平均值的那些生物体有利，所以群体中发生的变化很小或无变化。分裂选择对两个极端有利，倾向于把群体分成两个部分。定向选择对一个极端有利，倾向于把群体的平均值移向这个极端。定向选择占进化期间所观察到的变化的大多数。图中各曲线代表X和Y之间一定范围的机体的出现频率。阴影区表示通过选择消除的表型。长箭号表示演变的方向和变化的量(引自O.T.Solbrig, 1970)

自然选择可举英格兰的桦尺蠖 (*Biston betularia*) *为例来说明。迄今所知，在十九世纪中叶以前，桦尺蠖的躯干和翅膀是白底黑斑的（图 2-9）。但在 1850 年，在

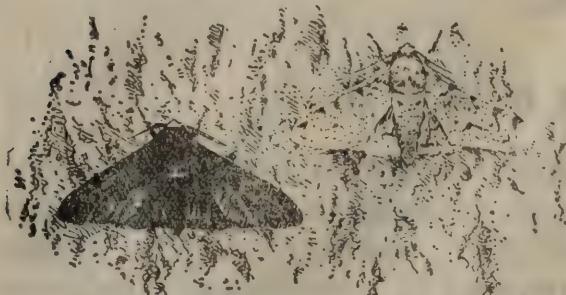


图 2-9 多态桦尺蠖 (*Biston betularia*) 的正常型和黑化型停在地衣覆盖的树干上的状况。黑化型 (*B. carbonaria*) 之所以能在工业区传播，这与它们的个体在被煤尘染黑的有地衣覆盖的树干上的隐蔽条件得到改善有关。在离工业区远的地方，正常体色的桦尺蠖很多，因为黑色个体在有地衣覆盖的树干上易遭鸟类的大量捕食。

很难被察觉。但是，盛行的西风把工业区的尘埃吹撒遍英格兰的大片国土，从而毁灭了或大量减少了树干上的地衣，使褐色的树干几乎都变成黑色。黑化的桦尺蠖在地衣覆盖的树干上很显眼，而在变黑了的树干上就不显眼了。一位英国生物学家 H. R. Kettlewell (1961, 亦见 Kettlewell, 1965) 通过实验证明了自然选择对黑桦尺蠖传播的作用。他在被污染的森林中饲养、标记和释放黑桦尺蠖和典型（即淡色型）桦尺蠖，结果黑型比淡色型存活率高得多，留下的后代亦多。为了进一步证实自然选择的作用，Kettlewell 又把黑型和淡色型桦尺蠖带到未被污染的森林中去做实验。在未被污染的森林里，淡色型的存活率要高得多。原因是选择的捕食作用。当把黑型和典型的桦尺蠖放养在有地衣覆盖树干的森林中时，黑型容易被某些食虫鸟发现，因此遭到严重的捕食。而在被污染的森林中，淡色型首当其冲成了被捕食的对象。这就是在英格兰被污染的地方典型的桦尺蠖实际上已消灭，而在未被污染的地方，它仍然十分常见的原因所在。

变异：自然选择的基础

不管是水生的还是陆生的动植物群落，都是由不同的、生活在同一个地方的一群群结构上和行为上相似的个体组成。在这一群群个体中品种或变种间能杂交，栎树和栎树，白足鼠和白足鼠、大嘴鲈和大嘴鲈。在每一群体内，许多个体集合组成一个遗传种群，即同类群。在一个地方群之外可以是其他的类似的同类群。它们之间，或者隔开一些距离，或者分界极不明显——或多或少相邻地或连续地分布在广泛的地区内。不管是那一种情况，它们的遗传物质或多或少可以从一个群体传到另一个群体。一些毗邻的同类群可以相当自由地进行种间杂交，以致成为一个群体。如果一种植物或动物的地方群体死了，那么，要是条件允许的话，这个群体周围的个体就会来代替它。死亡的个体

* 拉丁学名有误，应为 *Biston betularia*，有人译为椒花蛾。——译者注

由它们的子孙取代，于是这个群体就可以年复一年地存在下去。能遗传的特性也就一代一代传下去了。

组成同类群的诸个体并非一模一样。正如人类各个人之间有很大的个体差异一样，凡是有性繁殖的动植物个体中都有同样的变异。这种变异就是自然选择的原材料（raw material）。

明显的或也许不那么明显的变异可以遗传、亦可能不遗传。因疾病、受伤或经常使用而造成的一些明显的个体变异，如缩短了的尾巴，或失去作用的附件器官、残缺的角、发达的肌肉或其他的特征是不能遗传的。这些都是后天获得的性状（获得性状）。早期的进化论者拉马克（Lamarck）曾错误地认为，获得性状可以代代相传。另一方面，由环境造成的获得性状是可遗传的，或者更确切地说，一个生物体获得这些性状的能力看来是可遗传的。

变 异 的 根 源

就自然选择和适应来说，最重要的是一个种群中的遗传变异，即由于基因和染色体的紊乱引起的各种变异，尤其在有性繁殖的动植物中是这样。一个种群中存在变异是很容易证明的。大家需要做的只不过是从一个地方种群中挑选大约100个标本，观察和记录其单独一个性状的变化，例如某一种鼠的尾长，蛇腹部的鳞片数目，谷穗上的萼片和花瓣的形状与大小，谷粒的行数等等。用这些观察记录可以制成频率分布图（图2-10）。标本中，许多个体有同样数值的性状，最常见的值叫众数，其他个体的值在众数上下变动，离开众数衰减，即每一级上出现的个数越来越少。这些可变性状的频率分布呈一钟形曲线，这是正常的概率曲线。在某些情况下，此分布偏离正常钟形曲线。这些差异可以表明一个种群中变异方面的一些事实。变异既可能由遗传引起，也可能由环境引起。但更多的情况是由这两者共同作用引起的。上述三种情况在一个种群中引起的性状变异都趋于得到一种钟形分布图。

在各式各样的组合中，卵子和精子各携带每个染色体对中的一个染色体，这是在减数分裂时随机分裂的结果。例如，人有23个单倍体染色体（46个双倍体染色体，父母亲各提供一半），可能产生 2^{23} 种（约8百万种）组合。当卵子和精子结合形成一个新的个体时，染色体可以任何一种迷人的排列组合的方式重组。正是染色体的这种分裂和重组，以及遗传信息的代代相传构成了变异的主要直接原因。

一个种群中的变异很少保持代代相传。其中一个原因是基因的突变。这是遗传变异的基本原因。突变是有遗传效力的染色体的一种变化。这种变化可包含染色体的倍增、

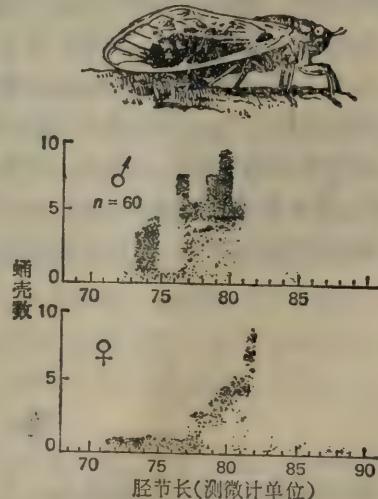


图2-10 周期蝉(晚秀蝉, *Magicicada septendecim*) 蛹壳(蝉蜕) 后胫节
长度频率分布直方图
(仿Dybas和Lloyd, 1962)

加上或减去一套或多套染色体、明显的结构变化、移位和倒位（这些在论述遗传方面的书中都有详细的介绍）。突变缓慢地产生新的变异。

但是，更为直接的影响是一个种群内的繁殖的非随机性。并不是每一个个体都能把它的遗传特性贡献给下一代，或者传给幸存的子孙。自然选择就是这种选择性，就是双亲和这个种群的其他成员之间的悬殊性。

在一个种群中的一定个体能对继代作出贡献之前，它首先必须活到繁殖的时候。生命个体从受精卵开始，经过发育、生长和性成熟各时期。由于生理方面的原因或周围环境的原因，受精卵可能不充分发育和死亡。疾病、捕食作用和事故夺走幼体的生命不大象夺走它们的同胞的生命那样突然、快速或强烈。在此幸存者中，遗传变异起着一种关键的作用，因为自然选择影响种群内等位基因的频率。如果突变出现使它的载体置于不利地位的情况，选择压力就消除这个个体。然而，有利的突变能被保留下来（例子见Pimentel等，1951）。

可是，纵然它们达到了繁殖的年龄，极多的个体也会因为不能形成配偶而从双亲所在的种群中淘汰掉。许多种动物，特别是鸟类、鱼类和某些种昆虫，具有复杂的求偶和交配仪式。凡是违背惯常模式的任何一种求偶模式都不会被选择，因而，这些个体连同它们的基因也就被从这个繁殖种群中除去了。另一方面，凡是动物的色斑和姿态能使其典型模式更为注目并能增加特别是对异性的信号值（即刺激）这种动物都可被选择。对求偶、交配信号和仪式有利的任何新的突变个体都会在继代中占有有利地位。在一雄多雌的物种中，实际上多数的雄性个体都不能进行交配。因为雌性常只与占优势的雄性交配。所谓占优势的雄性，系指那些不容许较年幼的，和挑斗行为不大的雄性侵犯的强者。心理上和生理上准备的状态也影响交配的选择。只有两性都同时处于性冲动的情况下，交配才能发生，否则是不可能的。

两性都不会任意生儿育女，即使在人类中，也存在有的双亲比别的双亲子女多一些的情况。在生物界亦是如此。有些家族或家系随时在增员，而有的则在逐渐绝嗣。显然，生子嗣多的那些动物，它们的基因在种群中传下去的机会就增加，而且影响自然选择。

物 种

物种的类型

要识别歌鸲与林鸲，白栎与红栎几乎没有困难。各自都有其区别于它者的某些形态特征，这些特征对野外观察极有用。各自都是一个整体，一个曾被命名的独立单位。这就是林耐氏分类法。我们的分类系统就是他定的。他观察过无数的动植物。他和他同时代的其他人一样，把许多生物看作是固定不变的单位，是特殊创造的产物。差别与雷同的根据只是色斑、结构和比例以及其他一些特征，而物种也就是根据这些标准来描述、识别和分类的。每一物种都是单一型的，它只包括接近于用来描述这个种的模式标本所具有的标准特征的个体。虽然可以有某种变异，但是这种变异应是无关紧要的，就是说这个种内可以有一些较为轻微变化。这就是形态种（morphological species），一种至今仍然有生命力的，有用的并且是把庞大数目的动植物分类所必需的概念。

后来，达尔文关于物种变异、华莱士关于地理分布、孟德尔关于遗传等方面的研究都动摇了特殊造物论的思想，着重阐明了变异是一种规律。博物学家们探索新大陆、收集新标本、观察植物和动物的社会交往。他们发现，有些物种十分独特，很容易根据结构与色斑的特征来判定；而有些物种，例如鸣雀和热带草原雀则具有巨大的行为差异。但是，在另一些物种中，这种差异模糊得很。许多动物只有微小而恒定的形态差异；有一些，如蚊子，成年时从形态上是不能区分的，只有从卵才能分辨出来。其他一些生物，在其生活史的所有阶段，从结构上是不能区分的，但是它们的行为不同（见 Alexander, 1962）、生态不同（见Dybas和Lloyd, 1962），或者正如纸上层析和电泳所揭示的，它们的生物化学亦是不同的（Sibley, 1960）。这些是同属种，定义为“形态上相似或完全相同、但生殖上互相隔离的自然种群”（Mayr, 1963）。直观看，同属种可能实际上分不清的，但在动物，这种差异是明显的。

正如达尔文观察的，生物学家们还承认，许多显然近亲的种类，地理上却是相互替代的，因而产生相互的间渡。如此平缓而渐进的过渡，使得人们往往难于将一个物种同另一个物种区别出来。“歌鸲什么时候不再是歌鸲而变成别的什么鸟了呢？”这种问题就成为十分现实和重要的问题。当然，歌鸲是非常与众不同的，至于对别的一些物种就不能这么说了。

物种曾被（Mayr, 1942）定义为：“一类在生殖上与别的类群隔离的、实际和潜在着品种或变种间可杂交的种群”。当然，物种这个概念包含着在一定区域的一种类似环境中和在类似生态关系下一起生活的一群品种或变种间可杂交的个体。这些个体彼此认定可以交配。它们在同一环境中互相影响。它们是一个遗传单位，其中的每一个个体，在一短时期内都持有一个相互交流的基因库的一部分内容。

上述这个定义只适用于两性生物。进一步说，只限于分布区重叠——同时占据同样地区的那些种，而不适于分布区不重叠——不同时和不同地分别占据某一地区的物种，因为正常情况下它们没有机会与类似的物种相遇。只有当分隔两个分布区不重叠种的屏障消除，从而使它们能会聚一块时，人们才能检验生殖隔离。两个分布区不重叠种生殖上通常不是隔离的，一旦屏障消除，它们就表现为一个物种。这样的例子是存在的。例如红翅朴动䴕与金翅朴动䴕，此二种鸟以前曾是分布区不重叠种，在它们成为分布区重叠种以后，就相互杂交，以致现在已被视为同一个物种，即普通朴动䴕（*Colaptes auratus*）。

生物学种的概念主要是在脊椎动物的分类上用得最广泛。一般来说，植物学家们很少接受生物学种这个概念，因为在植物及许多小的无脊椎动物中，生物学种作为定义是不适合的。在植物和某些无脊椎动物中，无性繁殖极为普遍，许多植物是通过无性繁殖繁衍后代的。正如人们印象最深刻的，这类生物只有非常之小的遗传变异，它们绝大部分已经失去适应环境变化的能力。为了最大限度地利用已有的环境条件，它们牺牲了变异，在这方面是卓有成效的。

地 理 变 异

一个分布广泛的物种，形态、生理和行为诸方面均有普遍变异，故不同地区的种群

间常有明显差别。这一个地方类群和另一个地方种群间或多或少都存在一些差异，两个种群相隔愈远，差别就愈显著。地理变异反映出各种环境选择力对各类基因型的作用，从而使每个种群都能适应各自所处的区域。

地理变异或者表现为生态群，或者表现为地理隔离型，或者表现为杂交型。由于在一梯度（即连续地域）上环境选择压力不同，因而对之反应的表型亦就不同，于是产生了生态群。这种连续变异是各地方群间的基因库发生渐变的结果。在一陆区的连续范围内，生物中的生态群很普遍。

豹蛙 (*Rana pipiens*) 就是生态群的一个例子。这种蛙是全北美洲两栖动物中最著名的一个物种。它分布极为广泛，栖息范围极大。在任何一种北美蛙中，数它的变种数最多，而且它还是唯一成功地在北美高草原上定居下来的一种蛙。然而，豹蛙的变异能力和适应能力是有规律的，而不是任意的。这个物种在由北向南的梯度变化线上出现了大量的适应各种气温的种系 (Moore, 1949a, b)。当将最南端和最北端的种群进行比较时，就可发现差别是极为显著的。然而，在两个极端之间的变异中并没有突变发生。南方豹蛙的胚胎所能耐受的温度上限比北方豹蛙的胚胎所能耐受的温度上限高 4 °C，虽然两个地方的这种蛙在低温时同样能很好地活下去。在低温时，南方豹蛙的卵较小，发育亦较慢。事实上，它们之间生理上的差异非常之大，以致把南方与北方的豹蛙杂交时，会得到有缺陷的后代，尽管当使这种豹蛙同两种打洞蛙 (*gopher frog*) (*Rana aleolata aleolata* 和 *Rana a. Capito*) 中的任何一种杂交，以及同湿蛙 (*pig-kernel frog*, *Rana palustris*) 杂交时，均能产正常的杂种。

如上所述，生态群具有独特的极端性质，但是，由于从一个种群到另一个种群都存在着这种渐进的变化，故不能把这些同类群归为独立的统一体。生态群常与各种生态梯度有关，例如温度、湿度、海拔高度以及光照等。这些变化可能在较短的距离范围内发生，反应生态条件（生态差异）的某些正在改变的变化，或者它们也可以在一个很大的区域内发生，如豹蛙的情形。这种现象已经产生大量的生态规律，这些规律总结于表 2-2。

表 2-2 各种变异与环境梯度的相关规律（未考虑普遍的情况）

规 律	说 明
Bergmann 氏规律	身体较小的地理宗发现于分布区的比较温暖部分，身体较大的地理宗发现于气候较冷的区域
Allen 氏规律	动物的耳、尾、（鸟、虫等的）嘴等，在分布区较寒冷地段比较温暖地区的短
Gloger 氏规律	在温血动物中，温暖、潮湿区，黑色极普遍；干旱区，红色和黄色普遍；寒冷区的毛色和肤色较浅。
Jorden 氏规律	生活于温暖水域中的鱼倾向于比生活于寒冷水域中的鱼吃较少的脊椎动物 生活于分布区较温暖地段的鸟类每窝产蛋数比生活于较寒冷地段的鸟少

植物中有许多种表现出生态群的级差，一些是在大小和其他的结构特征方面；另一些则在开花、生长的时间或别的一些对周围环境的生理反应方面。植物生态群的差异可

以通过移植研究来证实，即将不同气候条件下的许多种群同时移栽在同一环境条件下的园田或温室中。通过培育不同环境条件下的这样一些植物进而可以获得对种种差别的比较。这些研究揭示：许多草原草，诸如格兰马草、垂穗草、大须芒草、柳枝稷等，在北部和西部的群落中开花较早，随着向南和向东推进，开花期则渐渐地推迟（McMillan, 1959）。海滨一枝黄花 (*Solidago Sempervirens*) 的开花季节在大西洋沿岸由北

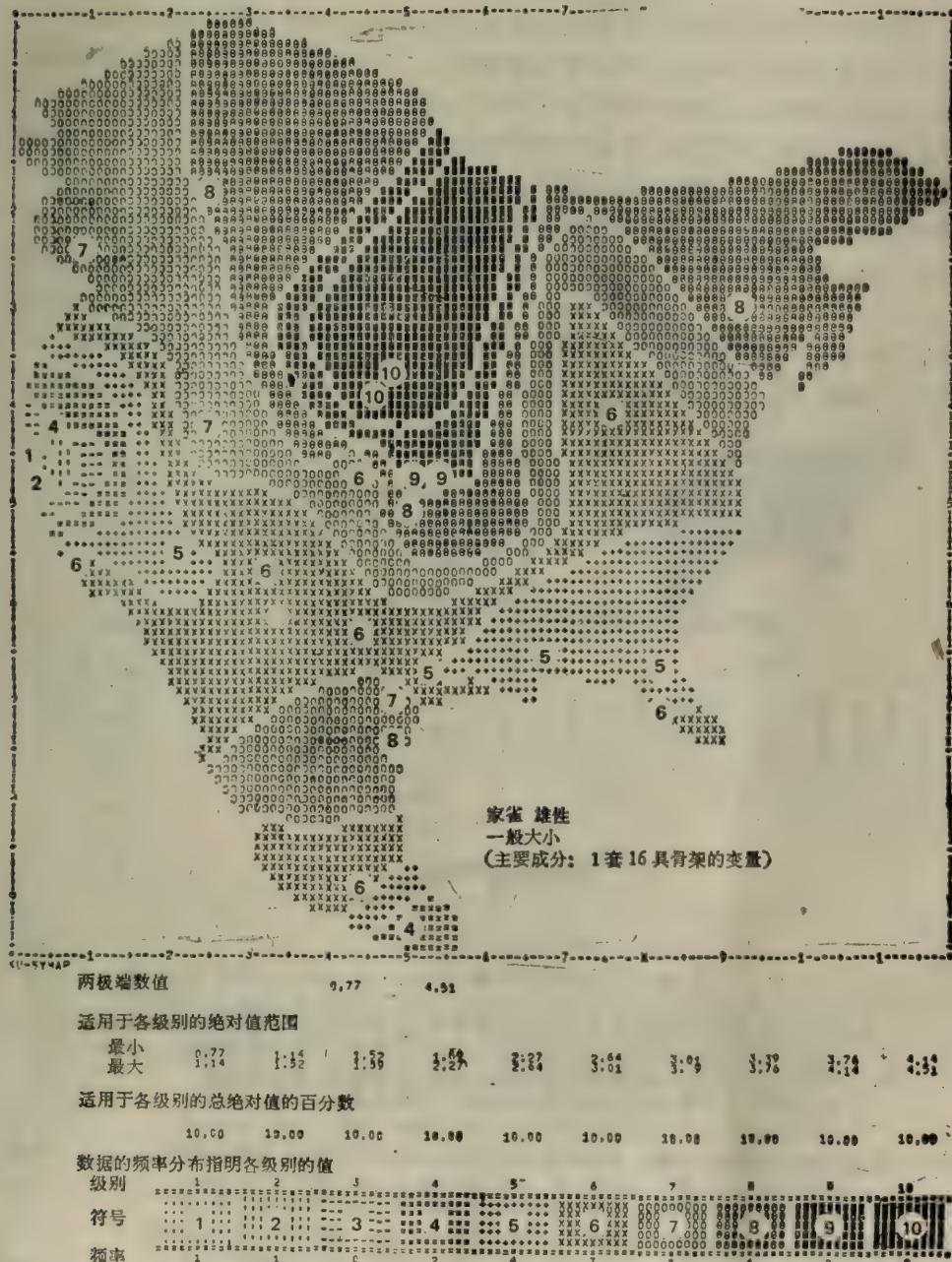


图 2-11 北美雄性家雀地理变异的大体轮廓图，依据16具骨架变量求得的一般大小的平均值绘制（经允许引自S.J.Gould和R.F.Johnston, 1972）

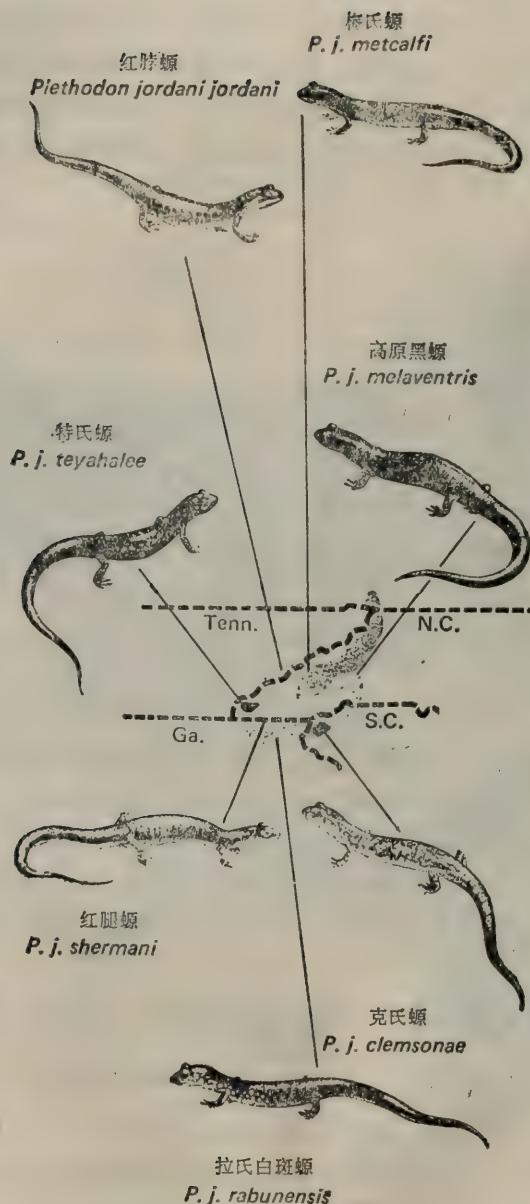


图 2-12 阿巴拉契亚高原上 *Plethodon* 属蝾螈的各地理宗及亚种的形成。
jordani 种群的这些蝾螈是在 *Plethodon yonahlossee* 这一种蝾螈的群体被
 弗伦奇大河谷 (French Broad valley) 分隔开以后形成的。在东部地区，
 被分出的群体发展成梅氏螈 (*P. j. metcalfi*)，它向东北方向扩展，这是任
 何一种群的个体能够找到各种合适的生态条件的唯一方向。南部、西南部
 和西北部群山猝止，从而限制剩下的乔丹氏螈 (*jordani*)。梅氏螈
 是最特殊的、生态上分布最广的，最少竞争对象的一类。继梅氏螈分出之
 后，由于小田纳西河 (Little Tennessee River) 的加深，使得乔丹氏螈
 (*P. j. jordani*) (即图中左上方的红脖螈) 与红腿螈和这个种群的其余
 成员隔开了。剩余的一些蝾螈仍然有点联系，特别是在小田纳西河的源
 头周围 [资料引自 Hairston 和 Pope, 1948; Hairston, 1949。分布图依后者
 及 Checklist of Amphibians and Reptiles (1960) 的资料绘制]

向南逐渐推迟。芪草属 (*Achillea*) 普遍地适应于北半球温带和亚北极气候，拥有罕见数量的生态宗。曾被广泛地研究过 (Clausen等, 1948) 的一物种——毛芪草 (*Achillea lanulosa*) 在加利福尼亚的内华达 (Nevada) 山脉的各个高度上都有。它表现出相当大的变异，这是对不同海拔高度上的不同气候环境的适应反应。虽然在顶峰处每个种群都有极大的变异，但是在较低海拔的种群植株较高，而在较高海拔的那些种群其植株渐渐变矮。

直到最近，对生态群的各种变异只测量过诸如翼长和体重这样一些特性，并且只同譬如温度这样的环境梯度相关联。这些测量结果常限于亚种内的统计学差异。但是，自从1960年以后，电子计算机使每个生物学家都能够用多个变量的生物统计学来同时测量大量的特性与若干个环境变量的关系。这种研究方法至少使生物学家们可以去验证这样一个明显的、但以前不能测量事实：地理变异不是由于少数特性对单一环境变量的适应结果，更确切地说，它是一个多元的过程，包含着许多特性对众多相互并存的环境变量的适应。这些变量的梯度和范围以一种复杂的方式重迭 (Sokal 和 Rinkel, 1963) (图2-11)。

地理隔离就是，一个种群或一组种群被某种外界屏障分隔开而不能与同物种的其他种群自由交流基因 (Mayr, 1963) (图2-12)，隔离的程度如何，取决于外界屏障的

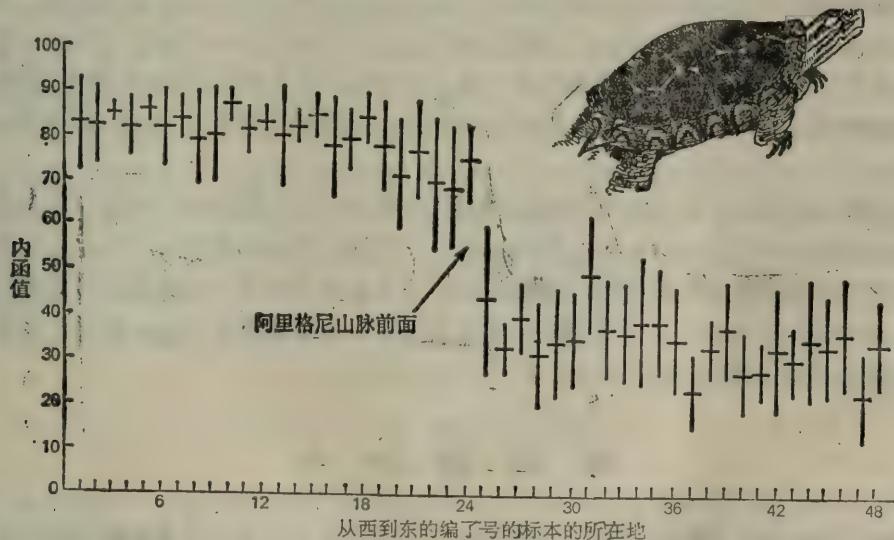


图2-13 锦龟 (*Chrysemys picta*) 由两个亚种组成：东部锦龟 (*C. P. picta*) 和中部锦龟 (*C. p. marginata*)。在阿拉契亚高原的北部，两个亚种间渡。在西弗吉尼亚，阿拉契亚高原构成一道生态的、地理的屏障，有效地把两个亚种隔开。这种隔离用诸如缝线排列、背甲的宽度和图案等等一些可测量的特征的综合值的区划图说明。竖条是平均值，横条是标准差 [引自L. Clack (1975) 未发表资料]

效果，但是这种隔离很少是完全的。这些地理隔离种群，即小种（生态宗）(图2-13)，以及在某种程度上的生态变种，在分类上组成了亚种：“在一个物种的分布区内占据一小块地区的，以及在分类上与该物种的其他种群有差异的一个物种的几个地方种群的聚合”。一个陆地物种的地理宗多半是由一中间型或杂交种联系起来的，因此它们实际上不可能有截然的分界线。

多态现象

在一些地方种群中频频出现各种变异，尤其是不连续的一类变异。在同一时间同一栖地出现若干独特类型的情况称为多态现象（Polymorphism）。从字面上讲，多态现象就是“多类型”的意思。多态现象所涉及的差异有颜色（如松鼠的灰色型和黑色型）和其他一些形态特征，除此之外还有生理上的差异。多态现象的重要性在于：这种性质是独特的，所涉及的特征是不连续的，没有中间类型。

多态现象可能是由重要基因的差异引起。以雪雁（*Anser caerulescens*）为例，它有两种明显可变的色相：蓝色和白色。此种多态现象似乎是由单独一对等位基因决定。具有BB和Bb者为蓝色，白色者是纯合的，即bb（Cooke和Cooch, 1968）（这是一种颇为简单的解释。详尽的论述见Cooke和Cooch, 1968以及Cooke和Ryder, 1971）。

也许环境也可以导致多态现象，这是环境改变基因作用的结果。这种情况只有当两种环境因素（例如环境的色调）同时同地存在时才有可能。由环境控制产生的多态现象，有利于两种以上的类型，是所有的各种特征的最适宜的表现。所有的中间类型都处于不利的地位，因而常常被消灭。北美东部常见的一种蝴蝶——黑凤蝶以及欧洲凤蝶就是极好的例子。两种凤蝶要么在绿色的树叶和树干上化蛹，要么在棕色的树干上化蛹。每一种凤蝶都使自己的蛹壳具有两种独特的颜色：绿色或棕色。通过自然选择，两种凤蝶都已获得了一种基因的素质，这种素质使得它在绿色的环境中产生绿色的蛹，在棕色的背景中产生棕色的蛹。绿色的蛹在冬天会十分显眼；但是蝴蝶都是在夏季晚期从这些绿色的蛹羽化出来的；而那些棕色的蛹则要到次年春暖花开时才羽化（Sheppard, 1959）。

有这样一些时候，环境的各种变化使不利的等位基因或突变基因转变为有利基因，并允许这种有利基因在这个种群中传播。在这个时期，多态现象将继续存在，一直到新的有利型完全取代了原来的类型，或者大大压倒了原来的类型，使得原来的类型只有重新产生突变型才能存留下去时才消失。这种情况称为过渡性多态现象。前面已讨论过的桦尺蠖的工业黑化现象就是这种情况的一个典型范例。

物种的产生

世界上的生物形形色色，使人们惊叹不已。这些物种都是怎么产生的呢？我们知道，每一种生物都适应于它所隶属的那个群落的一个生态生态位（ecological niche），而且它们在遗传上是独立的。一种生物在遗传上从另一种生物分离出的过程叫做物种形成，即物种的倍增。

在大多数动物中，物种形成是通过遗传变异、自然选择和空间隔离的相互作用完成的。在空间隔离下形成物种叫做地理物种形成（见Mayr, 1963）。

地理物种形成的第一步是将品种或变种能杂交的一个种群分成两个空间隔离的种群。暂且假设，物种A占据了一温暖而干燥的地段，后来在地质年代的某一时期，由于群山隆起、陆地陷落并被水淹没，或者某种植物遇到了大灾难，于是就从这个种群的遗下部分中分化和分离出了A物种的一部分。新分离出的部分于是成了物种A'。在我们

假设的地带，物种A'占据寒冷而潮湿的区域。

由于A'种群只代表物种A种群的随机个体，因此它将有稍微不同比率的基因组合。由于气候不同，选择力当然亦就不同。自然选择将促进已有基因的突变和重组，从而产生出能较好适应寒冷而潮湿气候的个体。在原来那块陆地上的A群体继续受到的是温暖而干燥气候下的选择。由于对A种群和A'种群作用的选择力不同，它们将分道扬镳发展。伴随着这种遗传趋异而发生的将是生理、生态、体色和行为的改变。这些变化使它们的差异不断增加，以致最终形一个地理亚种A'，但是，亚种A'仍然是物种A种群的一部分，如果它们有机会重新相遇的话，两者间仍然能相互繁殖后代。

如果地理屏障在隔离机制 (isolating mechanisms) (在种群间减弱和防止基因内部变化的动因) (Dobzhansky, 1947) 充分生效以前解除，那么二者就可以进行相互杂交，而且由此而产出的后代仍然是完全能育的和能生长发育的。如果杂交生出的后代具有亲本那样高的繁殖潜能，而且假如亲本没有别的选择优势，则这两个种群的基因库将合并，最终产生一个具有加大变异性的种群。

如果屏障继续存在，那就发生更多的进化变化，两个种群的差异也就日益加大，隔离机制就更充分地建立起来。最后必将到达这样一个时刻，即使两个种群集会一起，它们之间也不再可能进行正常的相互杂交了。此时，种群A'也就达到物种的阶段了。

如果屏障在这阶段或这阶段之前解除，这两个种群的个体仍然可以相互杂交并产生杂种后代。在各种动物中，这一类杂种与亲本相比，能育性和能成活性都较小，因为它们的基因模式是不调合的。它们的繁殖潜能，假定它们竟然是可育的话，也是很低的；它们只能生育很少的后代。它们处于不利的选择地位，因为凡是不能加强繁殖隔离的亲本中的任何体色模式、声音、行为等等 (即任何突变或基因重组) 都将不被选择。拒绝杂交的这种选择一直要延续到两个种群间的基因交流已经停止 (见 Sibley, 1957)。因此，物种A与新种A'能够互相侵入对方的领地，占据合适的生态少生境——在我们的例子中是一种温暖而干燥的环境和一种寒冷而潮湿的环境——并全部地或部分地变成同地种，从而导致生命的多样化 (亦见 Ross, 1962)。

隔 离 机 制

每年春天，在森林和田野，在湖泊和溪川，到处呈现出一幅各种生物求偶和交配的繁忙景象。鱼儿游回产卵场，两栖动物迁居繁殖池，鸟儿高唱恋歌。在这狂乱的活动期，每一种生物都保持着自家独特的风格。鸣雀同鸣雀交配、鲑鱼同鲑鱼交配、林蛙同林蛙交配，它们是那样准确，即使在外形上十分相似的两个种之间，也是截然不会发生差错的。在五花八门的物种间凭以保持自身独特性质的手段就是隔离机制。凡是能使不同物种能保持分隔的任何形态特征、行为特性、栖地选择或基因的不相容性都属于隔离机制之列。

概括来说，隔离机制有四大类：生态隔离（包括栖地和季节隔离）、习性隔离（即行为隔离）、机械隔离及交配成功率降低 (Mayr, 1942, 1963)。

如果本可以形成配偶的两个动物在繁殖期几乎没有机会相遇，它们是不可能交配的。栖地选择，甚至在一块狭小的基地上，也能有效地加强这种隔离。这是蛙和蟾蜍的

一种重要的隔离方式 (Bogert, 1960)。在同一时期繁殖的蛙和蟾蜍中，不同的呼叫地点和交配地点有利于保持物种分离。山地鸣蛙和亲缘关系较近的南方鸣蛙在同一水池中生儿育女。但是生态的选择权有助于（至少是部分地）把这两个种的叫声分开。南方鸣蛙喜欢隐藏在草丛底下和植物的枯枝败叶中鼓鸣，而山地鸣蛙则乐于在较为空旷的地方叫唤。

时间隔离（繁殖和开花季节的时间选择上的差异）有效地隔离了同地种。例如，美洲蟾 (american toad) 繁殖季节早，而弗氏蟾 (Fowler's toad) 的繁殖要晚几周 (Blair, 1942)。环境刺激的改变可能影响交配季节的选择。在各种狭口蟾 (narrow-mouthed toads) 中，狭口蛙 (*Microhyla olivacea*) 只在雨后进行交配，而卡罗来纳蛙 (*M. carolinensis*) 则几乎不受下雨的影响 (Bragg, 1950)。由于时间隔离是不完善的，所以鸣声的辨认也受到注意 (Blair, 1955)；不过，还是有杂交发生。

行为上的隔离（求偶和交配行为上的差异）在动物中是最重要的隔离机制。雄性动物具有特殊的、在大多数情况下，只有同种雌性才能对之作出反应的求偶炫耀行为。这些求偶炫耀行为包括视、听或化学物质的刺激。有些昆虫（例如某些种的蝴蝶和果蝇）和哺乳动物具有本物种动物特有的感觉。鸟类、蛙和蟾蜍、某几种鱼以及一些“振鸣”昆虫（如蟋蟀和蚱蜢）有引诱“正确”交配的特殊的鸣声。在鸟类和某些鱼类、视觉信号高度发达。物种特有的色斑、结构和求偶炫耀行为，在诸如蜂鸟科和鸭科禽类中显出高度的性别二态现象，这显然与性选择有关 (Sibley, 1957)。在昆虫中，萤火虫在夏夜发出的萤光是最常见的视觉刺激。不同物种发出的光信号在发光时间、光的亮度和颜色上是不同的，光色范围有白、蓝、绿、黄、橙和红色 (Barber, 1951)。

机械隔离机制包括造成亲缘关系较近的物种间不能交媾与授粉的结构差异，虽然动物方面机械隔离的证据很缺乏。在许多种的植物中，花的结构和杂交授粉的复杂机制的差异呈现机械屏障 (Grant, 1963)。如果杂交居然发生了，那么，特别是在各种兰花中，它们的杂种后代的花的结构也会是极端不协调的组合，以致不能共同发挥功能作用，要么不能招引各种昆虫，要么昆虫不能进入它们的花内。

生态的、习性的和机械的这三种隔离机制具有如下意义：避免产生无用配子、减弱杂种显性、允许新出现的物种的种群进入自己的分布区，并部分地或全部地成为分布区重叠的种。

第四种隔离机制是降低交配的成功率。这种机制虽不能避免生产无用配子，但能很有效地防止杂交。如果真的发生了杂交，并且有了后代，那么，这种后代也是不育的，或者在选择上处于不利地位，因而最终将从这个种群中被淘汰掉。

虽然各类隔离机制是分别进行讨论的，但是物种的隔离是由几种机制相互作用共同完成的。加利福尼亚南部的海滨鼠尾草群落中有两个种：白鼠尾草 (*Salvia apiana*) 和黑鼠尾草 (*S. mellifera*)，虽然这两个种在遗传上是能和谐共存的，但它们都保持着繁殖隔离，从而建立了大量的隔离屏障。黑鼠尾草比白鼠尾草开花早（时间隔离）、花较小（机械隔离），而黑鼠尾草由小蜂、苍蝇和蝴蝶授粉，白鼠尾草则由大木蜂授粉（行为性隔离） (Epling, 1947)。

隔离机制的解除：杂交

分布区重叠种之间的隔离是绝对的。当它们占据同一生境并适应不同的小生境时，它们之间并不能进行杂交。另一方面，分布区不重叠种之间的隔离都是相对的，不能断言它们隔离得就是那么彻底，说不定它们只不过是替代的地理宗而已。情况到底如何，只有当地理屏障解除，使得两个或多个物种有机会相遇时才能得到最后检验。如果隔离机制并不十分有效，如果各种群仍然分散，那它们将会自由杂交。或多或少就会形成一范围广大的杂种带（见图 2-14）。与间渡亚种（包括一系列可变性不亚于邻近种群的



图2-14 黑头锡嘴雀与红胸锡嘴雀的杂交。这两种锡嘴雀很好地表明，当这两种亲缘关系近的，还未曾充分趋异到具有明显的隔离机制的异地种接触时发生的情况。虽然雄性的羽色有区别，但它们的习性、巢和卵是几乎完全相同的。这两类鸟曾被根据羽色认为是两个种。在这两种鸟接触地方，它们相互杂交，产生各式各样的全身羽毛组合。在空间隔离状态下，两个种已经演变出的全身羽毛的差别并不足以防止它们相互杂交。这些差异或者将及时消除，或者杂交将在两不纯种群体之间形成一个稳定的杂交带。北美的这幅图展示出两个物种夏季的相同活动范围，插图表示两个物种的杂交带。右下图是杂种锡嘴鸟，图示处于两个亲本之间的稍许居间特征（图依West, 1962）。

居间种群)不一样，在二级带的杂种种群相互接触的范围大，从物种A的特征组合到物种B的特征组合都可见到。有些杂种根本辨认不出它们是从这个或那个亲本来的。另一些杂种则显现出高度的趋势。

如果杂种在同亲本种群的竞争中并非处于选择上的不利地位，那么一个物种的基因将与另一个物种的复合基因混合。由此产生的基因渗透导致消除亲本种间的差异。在新聚集起来的种群中会有一个增加变异性的时期，并且将建立起新的适应类型。最后，变异性降到一正常数量，又将有一个单独的、自由杂交的种群出现。

如果发生逆选择，那么杂交就作为对参与配对的两个亲本种的个体不利的选择源而起作用。因之，只要这种相互作用继续存在，任何能减少配对成功率的机制都将被选择。物种间任何能引起有害竞争和产生无用配子的相互作用都不被选择，从而减少物种特有的特征上的差异，并加强各种隔离机制 (Sibley, 1957)。

多 倍 性

在植物中，新种能自发产生。改变染色体的数目是用来产生新种的最普遍的方法。当一个二倍体细胞分裂时，染色体也分开，并在两个子细胞中生产一套完整的染色体。在极少数情况下，细胞的其余部分不同细胞核和染色体分裂，于是这个细胞具有双倍的正常染色体组。这样，一个正常的二倍体细胞变成了一个四倍体 ($4n$) 细胞，具有多于一套的正常染色体，由此产生的个体就叫多倍体，以区别正常的二倍体阶段。多倍体是一种突变型，通常具有比亲本少然而较大的细胞。这样的个体通常较大，但繁殖力低，因为在配子形成期染色体发生生理紊乱和异常配对。因为许多植物在不利的条件下没有有性繁殖也可繁衍后代，例如靠根茎、球茎、鳞茎等等。多倍性并非处于不利条件，特别是多年生草本植物。事实上，这往往使许多植物能移植和耐受更严峻的环境。因此，新的生态位 (niche) 的效力有利于多倍性的建立。

我们普遍栽培的许多植物都是由多倍性产生的。略举几个例子来说，象土豆、小麦、苜蓿、咖啡及禾本科植物就是。在野生植物中，这种情况极为常见。在这些植物中，多倍性产生一种变态种，象黑莓就是一例。北美北部的普通蓝鸢尾就是一种多倍体，而且，有人认为它曾是起源于其他两个种：弗吉尼亚鸢尾 (*Iris virginica*) 和刚毛鸢尾 (*I. setosa*)，这两个物种曾经广泛分布，在威斯康星大冰川退却时会合了。红杉是一种幸存的多倍体，它的正在濒临灭绝的二倍体祖先象是柳类 (willows) 和桦类 (birches)。植物界多倍性和物种形成这个十分诱人的题目是一个复杂的课题，这里就不作更多的讨论了。对此，Stebbens (1950) 有更为深入的论述，读者可以参考。

适 应 辐 射

一个种群能多样化到什么范围和程度，受这个种群对一种既有气候和竞争的选择压力、又有可供利用的生态小生境的新环境的预先适应性的影响。生物界的全部物种都能适应某种特定的环境，但由于环境是有限的，因此就可能发生种群过剩。这本身就是一种选择力。当某些能利用某种未开发环境和资源的个体处于有利条件时，终究会出现这

种过剩的情况。在环境竞争减少的状况下，这些个体就具有某种机会留下后代！由于排除了不利的基因，选择将加强这个种族利用所占领的新小生境或各个小生境的能力。

并不是每个生物体都能适应新的环境的。在一个物种能过一种新的生活方式以前，它首先必须有机会体验这个新环境。只有这个物种能够到达这个新的环境，它才能开发它。这个物种一经到达那儿，它必须能够开发这个小生境（预先适应），它必须具有某种水平的身体的和生理的耐受力，才能在新的地区站稳脚跟。动物，特别是脊椎动物，它比植物具有更多的有利条件。大多数植物，虽然容易易地种植，但颇难满足它们的生存所必需的条件。而动物，固然难于跨越各种屏障，却能较好地应付新的环境。这种生物一旦开辟了一块立足之地后，要能在当时当地的气候和与其他生物竞争的选择压力下定居下来，它必须有足够的遗传变异。使这种生物能获得一块立足之地的各种适应仅仅是暂时的权宜之计，在它能有效地利用这块小生境以前，还必须通过选择而改变、加强和改善。此外，此生态小生境还必须有利于开发。新居地上的竞争可能是或者没有，或者很小。于是，这些人侵者便能在这块最初开发的领地上生活下去。对于某些远隔重洋的岛屿，例如加拉帕戈斯群岛、夏威夷群岛以及南太平洋诸岛的各种移居动物来说，这类小生境曾是它们的极乐世界。这些荒岛上的可资利用的富饶的小生境，在第一批入侵者到达之后，便加速了物种的进化。由达尔文命名的各种雀科鸣鸟是未开发环境中集群现象和多样化的典范。最初，这些雀群大概是由少数偶然从南美洲飞来的候鸟组成，因为移鸟数量少，而且这些地方又离大陆很远，所以，这些成功的移鸟就能在许多进化方向扩展、开发岛上的资源。

一种类似的发展发生在夏威夷群岛上的各种食蜜的施木雀（管舌鸟科 *Drepanidae*）中，它们发展成鸣雀类（finchlike）、食蜜雀类（honey eater-like）、施木雀类（creeperlike）以及啄木鸟类（woodpeckerlike）（见图2-15）。它们完全占领了这个岛上的各种小生境，以致阻止了后迁移来的鸟，如鸫亚科（thrushes）、鹟科（flycatchers）、蜜雀的类似的适应辐射。

食蜜施木雀类的祖先大概是有点类似于蜜鸟属（*Himatione*）的食花蜜兼食昆虫的蜜鸟类（coerebidlike）（见图2-15k），在占领了一两个岛屿之后，失散的鸟无疑是侵入了周围的其他岛屿。因为每一群鸟都处在稍许不同的选择压力之下，所以，这些地理上处于隔绝状态下的种群逐渐地分道扬镳了。通过占领了一个又一个岛屿，在达到物种的水平之后，它们又重新去占领原来的岛屿（二次侵入），这种从异地迁来的鸟使鸟类丰富起来，特别是在具有各式各样生态环境的大岛上是这样。与此同时，分布区重叠的种类的竞争通过选择促进了趋异。一个类群分成若干不同类型，每一类型各自适应一种生态小生境，而且能够利用新的环境或开发新的食物源的这种趋异现象叫做适应辐射。

这个原理最好用其成员都以食虫为主的导颚雀属（*Hemignathus*）来说明（见图2-15e, f, g）。下喙差不多与上喙同样长的长嘴导颚雀（*Hemignathus obscurus*）在树的枝干上齐足跳跃，同时用它那下弯的象镊子一样的尖嘴啄食树皮缝隙中的昆虫。短嘴导颚雀（*H. lucidus*）的喙也是下弯的，但下喙要比上喙短而粗得多。当这种鸟在树干上觅寻昆虫时，它用下喙啄碎和撬开松散的树皮。导颚雀（*H. wilsoni*）的嘴型改变更大。它的下喙直而有力，嘴老是张着，以保持纤细的上喙始终朝外。这种鸟（啄木鸟类）用下喙猛烈地啄进软木以掏取虫子。导颚雀属（*Hemignathus*）的嘴在开始食昆虫

和花蜜时就特化了。

食蜜施木雀也有类似的进化过程，即在具有共同进化传统的不同生物体中，为适应类似环境的需要而发生的适应性变化。长嘴导颤雀的长、细和弯曲的嘴适于采食昆虫和花蜜；管舌鸟亚科（Drepanidinae）的某些成员也是同样的（见图2-151，m，n）。

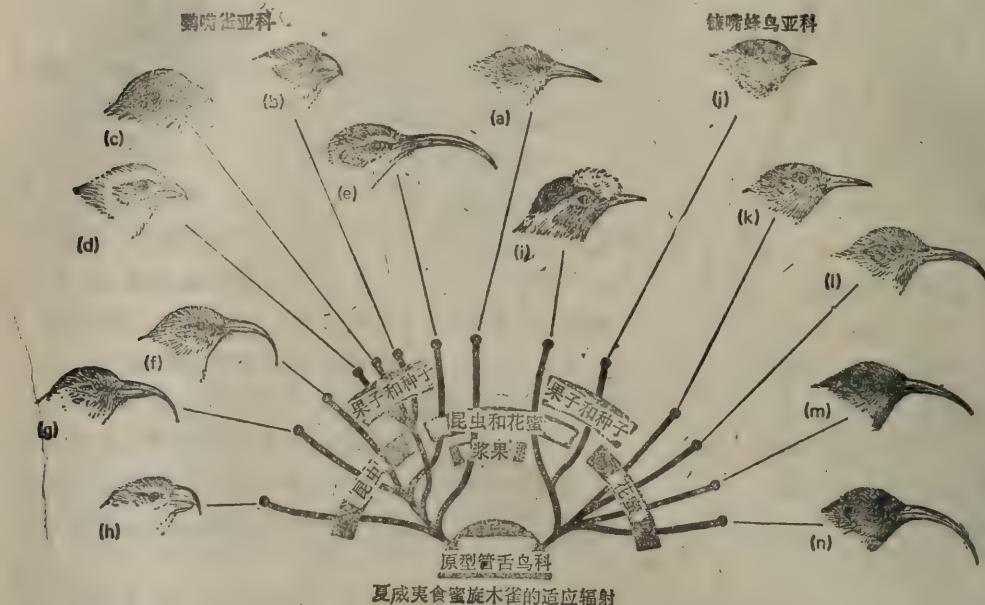


图2-15 夏威夷管舌鸟科食蜜施木雀的适应辐射。所选出擦嘴蜂鸟（Drepanidinae）和长嘴雀（Psittirostrinae）两个亚科的代表表明这个科如何从一个普通的原始亲本通过适应辐射进化。两个亚科显示以食物为基础的一定程度的类似进化。（a）绿管舌鸟（*Loxops virens*），除以花蜜和浆果为食物外，还觅食树皮裂缝中的和树叶包卷着的虫子。（b）科纳长嘴雀（*Psittirostra kona*），食种子鸟，已绝灭。（c）鸣唱长嘴雀（*P. canifrons*），食物广泛，有种子、虫子、昆虫幼虫和果子等。（d）长嘴导颤雀（*Hemignathus obscurus*），食昆虫和花蜜（见正文）。（e）短嘴导颤雀（*H. lucidus*），食昆虫。（f）导颤雀（*H. wilsoni*），食昆虫。（g）拟长嘴雀（*Pseudonestor xanthophrys*），食天然天牛科的幼虫、蛹以及甲虫，用弯曲的上喙勾挂树枝。（h）冠施蜜鸟（*Palmeria dolei*），食昆虫和光叶七叶树（ohio）的花蜜。（i）*Ciridops ana*，食果子和种子，已绝灭。（j）白臂蜜鸟（*Himatione sanguinea*），食 *Metrosideros* 的花蜜和毛虫。（k）黑擦嘴风鸟（*Drepanis funerea*），食花蜜，已绝种。（l）太平洋擦嘴风鸟（*Drepanis pacifica*），食花蜜，已绝种〔依Amadon (1947, 1950)和其他来源的资料绘制；进化资料引自Amadon〕

性 状 替 换

在两个物种的分布区交错重叠的那些地区，种间的差异有增大的趋势。而在重迭区以外的那些地区，差异则减少或完全消失（Brown和Wilson, 1956）。已知为性状替换（character displacement）的这种趋异，既可是形态上的、生态上的、行为上的，或可是生理上的。食性、有利于活动期采集食物的解剖结构、筑巢地点各方面的差异会减少竞争，而生殖行为上的差异能防止种间杂交。例如，在加拉帕戈斯的各种鸣雀（finches）中，在各个种同地居住区，喙长上的差异大为加大了（Lack, 1945）。然而性状转移不是普遍的（Mayr, 1970），并且也许被认为是一种“脆弱的自然规律”

(MacArthur和Wilson, 1967)。有人(Thielcke, 1967)宣称,鸟类还有未知的性状转移的情况。

趋 同

有些物种并不加大它们在重叠区的差异,而是倾向于减少其间的差异,并且,它们的性状亦将趋同。它们不是稍微相似,而是大大地相似。在繁殖隔离彻底的那些物种中,这种情况就极为明显。只要繁殖隔离不被打乱,而且相似对物种有利,那么选择压力可以增进物种间的相似程度(Moynihan, 1968; Cody, 1969)。趋同之所以能够发生,乃是因为分布区重叠种对同一生境逐渐形成了类似的适应,而且这有利于物种间的社会相互作用。

有许多可能的情境,分布区重叠种可以变得多少与环境的颜色相一致。选择可以促进产生深暗的色型。这或许就是产生同属种的原因之一。或者,动物可以变得花花哨哨,在背景中显得突出,这种特性可能有利于同一物种或很相似的个体集群,例如苍鹭。分布区重叠种可以变得像贝茨氏(Batesian)拟态(mimico)或缪勒氏(Müllerian)拟态那样显眼。它们靠分享同样的食物而减少彼此的争夺。如果变成一个群居拟态对一个物种有利,那就选择色型趋同。拟态对混合有利这种情况,在新热带区山林里的鸟类中屡见不鲜(Moynihan, 1968)。例如,在安第斯山北麓的一些地区,在潮湿温带区混居的大多数更常见和更显眼的物种的色型主要是浅蓝色或蓝色与黄色。

最后,有些物种,在它们的分布区重叠的地区,其鸣声和毛色特征是惊人的相似,而在它们的分布区不重叠的地区,则很少见到这种相似性。这种趋同现象大概是适应种间区域性的结果。它们的毛色和鸣声愈是相似,相互间就愈是相信是同一物种。通过细微的、物种特有的识别信号可以防止杂交。例如,在墨西哥南方有三种鸣雀:领唧鹀(*Pipilo ocai*),棕胁唧鹀(*P. erythrophthalmus*),栗顶薮雀(*Atlapetes brunnneinucha*)。这三种雀形成了种间上是地方性的两对。领唧鹀和栗顶薮雀是一对,两种雀的羽毛颜色都是绿色、栗色、黑色和白色,外型是如此的相似,以致在野外很容易把两混淆起来。棕胁唧鹀和领唧鹀的鸣声相似。至于栗顶薮雀和棕胁唧鹀,它们不论是羽毛的颜色还是鸣声都不同,因此二者的领地是重迭的(Cody和Brown, 1970)。

类似的趋同性在植物中亦有。在加利福尼亚的浓密常绿阔叶灌丛(Chaparral)植被中,优势植物是欧石南科(Ericaceae)、鼠李科(Rhamnaceae)和蔷薇科(Rosaceae)这样一些不同科的植物,它们全都是根深、常绿的硬刺灌木(Mooney和Dunn, 1970)。事实上,整个地中海型气候区的植被都有类似的外型,并且都以木质的、常绿的、带硬刺的灌木种占优势,即使它们在地理上是分开的,并具有不同的进化史,但是这类植物不论是形状还是机能都有趋同性。这种趋同是适应类似的选择压力(包括火灾、干旱、高气温和低降雨量)的结果。

共 同 进 化

在开伐或采食的各种情境中,相互作用的物种往往倾向于使它们的相互关系彼此适

应。与捕食者的作用不同，被捕食者在捕食者的选择压力下逐渐发展了保卫自己的一些方法（也见第212页）。与此同时，捕食者要生存下去，也必须不断改善自身捕食猎物的效能。事实上，两类生物之间在进化上都是相互影响的。最终两类生物都达到了某种程度，在这种程度下，对两者相互关系不利的方面由对其有利的方面来平衡。这就是共同进化（Coevolution）（见Ehrlich和Raven, 1964; Janzen, 1969）。

英国哥伦比亚西南的喀斯喀特山脉上的松鼠和红杉类植物之间的相互关系就是共同进化的一个例子（Smith, 1970）。松鼠的主要食物是小干松和黄杉属植物的种子。位于雨影区的喀斯喀特山脉的东坡是干旱和经常发生森林火灾的地区。在这区域，小干松是常见树种，并产生同龄林分。作为因火灾而逐渐形成的针叶树的代表，东坡的小干松结迟季果球。这种果球成熟之后几年都不炸开。这就为生活于喀斯喀特东坡的红松鼠（*Tamiasciurus hudsonicus*）提供了相当恒定的食物源，从而稳定了这种松鼠种群。而另一种树木（黄杉属的树木）却不普遍，也不能提供可靠的食物源。在更可口的黄杉的子实歉收的那些年度，这种松鼠就转食小干松的种子。在喀斯喀特山脉的西坡，水量充足，黄杉是主要树种，而小干松则很稀少并且不结迟季果球。留兽黄松鼠（*T. douglasii*）的数量时多时少，波动很大。由于受红松鼠的选择压力的作用，结果是，东坡上的小干松质地坚硬，而黄杉的每个果球也只结很少的子实。反过来，质地坚硬的小干松又对这种具有比较强的下颌肌的松鼠施加选择压力，结果使东坡的红松鼠比西坡的黄松鼠具有更强的下颌肌。在这种情境中，频繁的火灾造成的选择压力导致结较少子实的迟季果球，最后选择具有较强下颌肌的松鼠。

摘 要

在对动植物描述和分类的过程中，通常是把它们作为一个形态种来看待。形态种是指与描述物种所依据模式标本（最初的标本）几无差异的一个独立的统一体。但是，各种生物并非是一成不变的，它们长期地、连续不断地变化着。这个事实引出了生物种的分类概念。生物种是指在一定地区的一种类环境和类似生态关系中生活，而且品种或变种可以相互杂交的个体。这个分类概念，由于只限于两性生物，所以用这个分类概念来对动植物进行分类时也是困难重重，例如，在某些类群中，在一物种开始出现，另一物种结束的地方，要作辨别是不可能的。一些持进化观点的生物学家避开这个问题提出，为了解释各种生物，就得保留物种的概念，但是，作为一个概念，应当把物种看作是一个进化的单位。

通过可遗传的变异、自然选择，以及在大多数生物中也许还有空间隔离这些相互作用，从而产生了物种，这当中经历了漫长的进化过程。人们把在空间隔离状态下的物种形成叫做地理物种形成。由于这类物种的一部分是从另一物种分化出来的，因此，它带有稍微不同的基因库的样本，而且面临着不同的选择压力。最后这个群体与最初的亲本之间的差别是如此之大，以致即使屏障解除，它们在一块也不可能相互杂交繁殖，在这一点上，物种形成是完全的，而且如果两个种的种群同时占据同一地理区域（分布区重叠种）也不会失去各自的特性。这种情况，它们是凭借物种特有的形态特征、行为特性、栖地选择，或基因不相容性的隔离机制来实现。如果隔离机制消除，就会发生杂交。物种也可以在无地理隔离的情况下通过歧化选择产生。歧化选择是在牺牲一般水平的条件下，使两个极端得于发展。在植物中，物种形成也可以通过选择染色体的数量——多倍性来达到。

物种形成富含着：选择压力只对该物种的个体起作用的意思。有具启发性的证据表明，地方种群，即同类群也是一个进化单位。选择的优势即可存在于群间，也可存在于个体之间。另外一些物种为了适应环境的选择压力或者行为关系，它们可以趋同和变得更相象。后者产生种群拟态，行为拟态一则有利于在混合群中争取更多的食物，另则增加分布区重叠的种之间的侵略以占领更多的种间领地。还有更普遍的是共同进化。在这方面，相互作用的物种互相影响对方的进化。尽管遗传差异是野生种群的规律，但是，人对栽培植物的基因连续却作了非常之大的改变和纯化，并且让很多的遗传变异消失，以致损害了农作物的遗传基础。

遗传变异和物种形成是自然选择的结果，特别是由于非随机的繁殖的结果，这可能有三种情况：非随机的交配、非随机的生殖力和非随机的幸存者。这种非随机性在于含有遗传型和表型上相似的杂交同类群或地方种群的基因库的种种变异。产生遗传变异的两个原因是：突变和两性种群的双亲提供的基因的重组。

理论上，在双亲的种群体中，如果存在随机繁殖、突变平衡以及大小相对为大的种群，那么由基因频率和遗传率表现出的变异就保持平衡。在自然界，这种条件不存在，而且偏离遗传平衡。这种偏离就是进化，是个连续的过程。定向进化依赖于种群中能生存下来、并可留下能育的后代的那些个体的遗传性状。因此，自然选择——亦常常揭示为一种令人生畏的“拼命争夺”和“弱肉强食”一类情境——简单说来就是非随机繁殖。成功者不仅是能生存下来的那些个体，更确切地说，是能留下它们的遗传素质的那些个体。

〔张国金译 郑慧莹校〕

第二篇

生态系 统

第三章 生态系统中的能量流动

生物界，包括人的生命的存在，取决于生态系统中的能量的流动和物质循环。这两者影响着生物的数量、成活率和群落的复杂性。能量和物质通过群落一起流动，它们彼此不能绝然分开。能量的流动是按一个方向进行的，一旦被生态系统所利用，它就失去。另一方面，物质能进行再循环。碳或钙的原子可以多次通过生物和非生物，甚至可以在生态系统之间进行交换。这种单向的能量流动和物质的圈状循环是生物界得以滋生繁衍的推动力。

能 量 来 源

照耀大地的阳光是使地球发挥其功能的两种形式的能量的来源：一种是热能，它给地球送暖，使大气变热，推动水的循环，引起空气和水的流动。另一种是光化学能，它在光合作用中被植物利用，形成碳水化合物和其他化合物，变成活的生物低温燃烧细胞炉的燃料。

在地球大气层的外表层，在从地球到太阳的平均距离上得到的能量总数是2卡^{*}/(厘米²·分)，其中大约1.0卡/(厘米²·分)到达地球的表面。其中一半左右是光，其余的大部分是红外线（各种环境中热的来源），小部分是紫外线。

在透过地球大气层的太阳辐射中，有27%被云、灰尘和烟雾反射回去，2%被地面反射回去，因而，以短波辐射形式返回空间和损失于能量交换的太阳辐射达29%。云吸收另外的14%。因此，在到达大气层的太阳辐射中，只有57%到达地球表面。其中大约38%是直射光，19%是散射光。

做为短波能被地球吸收的和做为长波能被重新辐射的太阳辐射能加热地球的大气层。同温层的臭氧层能阻止长波辐射漏入外层空间，使高层大气变暖。因此大气层得到的大部分热直接来自地球，而只是间接来自太阳。

太阳辐射到达地球任何地方的量有很大的日变化和季节性变化。例如，在阴天的时候，红外线为水蒸汽所吸收。冬天到达北半球的太阳辐射要比夏天少。地形和高度也影响局部地区的太阳辐射量。例如，朝南坡向得到的太阳辐射比朝北坡向多，比较暖和，高海拔地区由于空气稀薄，要比低海拔地区得到的更强烈辐射。

如果把辐射的传递看做是能量的粒子从一点向另一点移动，那么能量可以说成是流动的。只有在存在一个能源和一个能糟的时候能量才能流动。对于地球来说，能源就是太阳。地球吸收能量的一部分，并且向糟——外层空间放出能量。

流动的能量是在分子水平上传递的。热能的特征是在没有任何化学反应的系统中的

* 卡路士 (cal_{IT})，卡 (cal) [= 4.1868J]；卡热化学 (cal_{th}) [= 4.1840J]，下同。——译者注

全部分子之间迅速分配。热能的作用是使分子形成不规则的运动和振动。物体越热，吸收的能量越多，发生振动和转动的变化也就越多。这些运动从一个热的物体传播到一个比较冷的物体，把能量从一点传递到另一点。另一方面，光波的能，特别是蓝色的和红色的波长的光波能，会引起可能导致光化学反应的电子激发现象。这种光能或光子把一对电子中的一个送到一个比较高的能级或运行轨道。这个电子与另一个电子分离，可自由地参与光化反应。

能 量 和 热 力 学 定 律

能量以两种形式存在：一种是势能，一种是动能。势能是静止的能量，也就是说，这种能量能够并且可以有效地做功。动能是运动的能量，在势能被消耗时做功。通过消耗势能所做的功至少有两种：一种是能量的贮存，一种是没有能量贮存的物质的排列或有序化。

能量的消耗和贮存可通过热力学的两个定律来叙述。热力学第一定律指出，能量既不会产生也不会消失。能量可以改变形式，从一种形式转移为另一种形式，或以各种各样的方式对物质起作用，但是不管发生什么样的改变和变化，总的的能量是不会增加或减少的。能量只不过是从一种形式转变成另一种形式，或从一个地方转移到另一个地方。当木材燃烧时，木分子中存在的势能与释放出来的动能相等，于是发出的热就散布到周围的环境。这是一种放热反应。另一方面，来自周围环境的能量可以贮存在一种反应中。这里第一定律也适用。例如，在光合作用中，光合产物的分子比反应物的分子贮存更多的能量，所获得的额外能量来自阳光，但是总能量仍未增加或减少。在把外界周围环境中的能量放入一个系统以把它提高到一个比较高的能量状态时，这个反应叫做吸热反应。

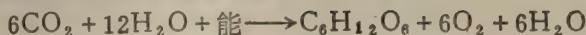
虽然诸如木柴燃烧之类的反应所包括的总能量既不增加也不减少，但所包含的大量势能会衰变成一种不能进一步做功的形式。势能转化为热，使分子无规则地运动，但不能进一步传递。传递涉及热力学第二定律。该定律指出，当能量被传递或被转化的时候，部分能量表现为一种不能进一步传递下去的形式。当煤在蒸汽锅炉里燃烧时，一些能量产生水蒸汽，而部分能量则以热的形式散布到周围的空气中。在生态系统中能量也发生同样的现象。当能量以食物的形式从一个有机体向另一个有机体传递时，该能量的大部分作为热被消耗，因此，不能再作传递，而其余部分则被贮存在生物体的组织中。

以可见光的形式进入生物圈的部分能量加强了植物的化学活性或光合作用。从这点来说，生物化学的变化涉及到一系列物质分子的重新排列，并伴随着产生最后进入能槽的热。这种热的损耗伴随着二氧化碳、水和含氮化合物的损耗，这些损耗的物质通过生物圈进行再循环。同时，另一些能量被贮存在这种系统中来替换被损耗的能量。这种系统组织得越好，能量保存的时间就越长。

在生态系统中，能量的流动涉及到光合作用、呼吸作用、动物食草、动物食肉和分解作用等复杂的过程。这个过程的起点是光合作用。

光合作用

人们熟悉的光合作用公式如下：



这个公式是不完全的，它只表示包括最后产生葡萄糖的一连串非常复杂的反应过程的最初和最后阶段。葡萄糖是个中间化合物；光合作用的最终产物还包括游离氨基酸、蛋白质、脂肪酸、脂肪、维生素、色素和辅酶。所有这些物质大概是通过包括光电子输送和光合磷酸化作用的反应在叶绿素中合成的。不同产物的合成或制造可能是在植物的不同部位或在不同的环境条件下进行的。某些植物种的成熟叶子可能只产生单糖，而幼芽和迅速生长的叶子则可能产生脂肪、蛋白质和其他成分。

光合作用主要是通过含叶绿素的水生和陆生的具有维管束的植物来进行的。其次是通过光合细菌来进行，这种细菌不是利用水，而是利用氢、硫化氢和各种有机化合物做为电子供体。

当光照射到叶绿素分子的时候，光被吸收，光能被传递到叶绿素分子的电子上，于是电子上升到一个较高的能量状态。一旦电子上升到这种较高的能量状态，它就通过一系列的连锁反应。结果，由于迫使第三个磷酸基到二磷酸腺苷（ADP）上，所以由二磷酸腺苷合成三磷酸腺苷（ATP）。在这个反应结束时，耗尽了过剩能量的电子被传到叫做三磷酸吡啶核苷酸（TPN）的化合物上。得到这个电子使TPN具有一种强大的氢离子亲合力，这种氢离子可从电离形式的水（ $\text{H}^+ + \text{HO}^-$ ）中得到。得到能量的TPN很明显地从水分子中获得两个氢离子，使水分解，组成 TPNH_2 ，并保留了电子。剩下的 OH 离子组成水，放出一些分子氧，并补充电子以代替叶绿素分子失去的电子。然后电子通过一系列的受体分子，直到它到达叶绿素分子为止。进一步的反应包括其他一系列把能量、氢和二氧化碳结合成碳水化合物的反应，在这些反应中，把 CO_2 化合成碳水化合物。

对于一个单独的叶片来说，光合作用的速度随着光强度的增加而直线增加，然后增加比较缓慢，直到达到最大的速度为止（KOK, 1965）。对大多数植物来说，完全的阳光照射大大超出达到最高的光合速度所需要的最强光线。事实上，在强烈的阳光下，光合作用受到抑制，光线得不到有效的利用。垂直于强烈阳光的单个叶片在1/10的强光的阳光强度下即达到光饱和，而叶子与强阳光成30度角时仅吸收一半强光强度。然而，植物似乎可以使全部叶面适应于能够得到的光强度。大多数植物的叶子的排列都能适应光线的最大利用率（Went和Sheps, 1969）。

缺乏水分和供水不足会明显地降低光合作用（Moir, 1969）。为了减少水分的损失，植物关闭气孔和使叶子卷缩以减少曝露于空气中的表面积。这种反应使能够渗到叶子里去的 CO_2 数量减少，从而造成固定在叶绿体中的 CO_2 减少。植物的这种反应也减少了从那些提高了叶子温度并加剧了水分不足的叶子上损失掉的潜在热量。

第一性生产量

能量通过生物群落的流动是从植物固定阳光开始的，这本身也是一个需要消耗能量的过程。植物依靠贮存在种子里的食物为主要营养物开始生长，直到它本身能制造物质为止。一旦绿色植物本身能制造物质，它也就开始蓄积能量。植物蓄积的能量称为生产量，或者更确切地说称为第一性生产量 (primary production)，因为它是能量贮存的最初的和基本的形式。能量蓄积的比率称为第一性生产力 (primary productivity)。被同化的全部太阳能——也就是说，总光合作用——是总第一性生产量 (gross primary production)。由于植物像其他生物一样必须克服能量分散的趋势，所以不但为了生产而且为了繁殖和继续生长，它们必须消耗自由能（能够有效地做功的能）。这个过程所需要的能量通过光合过程的相反方面——呼吸作用来供给。在呼吸作用之后剩下的并以有机物质的形式贮存起来的能量是净第一性生产量 (net primary production)，即植物增长量。因此，一株植物或一个植物群落的净生产量可用下列公式来表示：

$$\text{净第一性生产量} = \text{总第一性生产量} - \text{自养呼吸}$$

在生态学研究中，能量使用的基本单位是卡，通常以每年每平方米千卡 [千卡/(米²·年)] 来表示。然而，生产量也可以用每年每平方米多少克 [克/(米²·年)] 于有机物质来表示。如果使用这两种计量单位中的任何一种来估量效率和其他比率，那么比率的分子和分母必须使用同一单位。只能卡与卡相比，干重与干量相比。

净第一性生产量是以植物生物量的形式积累起来的。这种积累的一部分通过分解作用而有季节性的周转。一部分则以生命物质的形式较长期地贮存起来。在特定时间的特定面积内所积累的有机物的总量就是现存生物量。生物量通常以每平方米有机物的克数 (克·米²)、每平方米多少卡 (卡·米²) 或每单位面积的某种其他适当的计量单位来表示。因而生物量与生产量不同，生产量是通过光合作用制造有机物的速度，而任何特定时间存在的生物量是与生产率不同的。

活的和死的有机物质的生物量有季节性变化，甚至有日变化。在草原和弃耕田生态系统中，大部分净生产量每年都在经历周转。在美国密执安州的一块弃耕农田里，活物质的现存量在春末只有大约80公斤/公顷，而到了夏末大约可达 4×10^3 公斤/公顷。但是这时死物质或有机碎屑的现存量几乎是 3×10^3 公斤/公顷 (Golley, 1960)。高草普列利草原地面上活的和死的两种物质的生物量大约是现存量或在生长季中所增加的活物质的两倍 (Kucera等, 1967)。地面生物量的周转率大致是两年，根的地下生物量有的周转率四年。秋季盐沼的现存量为 9×10^3 公斤/公顷；而冬季现存量则仅是秋季的三分之一。在森林生态系统中，净生产量的相当大的一部分以木材的形式被贮存起来。在栎-松林中每年向有机界提供342克/(米²·年)的叶、果实、花、枯枝和树皮，311克/(米²·年)的根，总数达653克/米²，大约占净第一性生产量的58% (Woodwell和Marpels, 1968)。

生态系统的净第一性生产力不仅在相同类型的生态系统之间有很大不同，而且在同一生态系统内每年也可能有相当大的变化。生产力受养分的有效性、水分（特别是降雨量）、温度、生长季节的长短、动物利用、火灾和其他因素的影响。例如，草原草本植

物群的产量在多雨和干旱的年份之间可能相差八倍之多 (weaver和Albertson, 1956)。干旱的影响可能由于放牧而进一步加剧。草原由于牛、羊的过度放牧或森林由于像舞毒蛾这样一类昆虫的危害叶子而严重地减少净生产量。如果湿度正常, 那么草原中的火灾可能使生产力增加; 但是, 如果降雨量低, 火灾又可能减少生产力 (Kucera等, 1967)。养分, 特别是氮和磷的供应不足就像能够限制植物的机械损伤和大气污染那样能够限制净生产力。

在不同的植物群落之间, 总的和净的生产力大不相同。现将各种群落的净生产量简略列于表 3-1 中。温带阔叶林的净生产量平均大约 1300 克/(米²·年) (Whittaker 和 Likens, 1973), 北方针叶林的净生产量约 800 克/(米²·年)。荒漠草原到高草普列利草原平均为 600 克/(米²·年); 北极和高山苔原平均为 100 克/(米²·年), 而荒漠平均为 90 克/(米²·年)。公海的净生产量是相当低的, 平均为 125 克/(米²·年)。在英国与欧洲大陆

表 3-1 世界生态系统的净第一性生产量和植物生物量 (按生产力顺序排列)

生态 系 统	面 积 (10 ⁶ 平方公里)	每单位面积平均净第一性生产量(克/米 ² ·年)	世界净第一性生产量 (10 ⁹ 吨/年)	每单位面积平均生物量 (公斤/米 ²)
热带雨林	17	2000	34	44
热带季节林	7.5	1500	11.1	36
温带常绿林	5	1300	6.4	36
温带落叶林	7	1200	8.4	30
北方针叶林	12	800	9.5	30
热带稀树干草原	15	700	10.4	4.0
耕 地	14	644	9.1	1.1
森林和灌丛林	8	600	4.9	6.8
温带草原	9	500	4.4	1.6
苔原和高山草甸	8	144	1.1	0.67
荒漠灌丛	18	71	1.3	0.67
岩石、冰、沙	24	3.3	0.09	0.02
沼泽地和沼泽	2	2500	4.9	15
湖和小河	2.5	500	1.3	0.02
大陆总计	149	720	107.3	12.3
藻床和珊瑚礁	0.6	2000	1.1	2
河口湾	1.4	1800	2.4	1
上涌流	0.4	500	0.22	0.02
大陆架	26.6	360	96	0.01
公 海	332	127	420	1
海洋总计	361	153	53	0.01
整个地球总计	510	320	162.1	3.62

注: 引自 Whittaker 和 Likens, 1973。

之间的北海的生产力大约170克/(米²·年)；大西洋马尾藻海(Sargasso sea)为180克/(米²·年)；在某些上涌流地区，例如秘鲁流的净生产量可以达到1000克/(米²·年)。

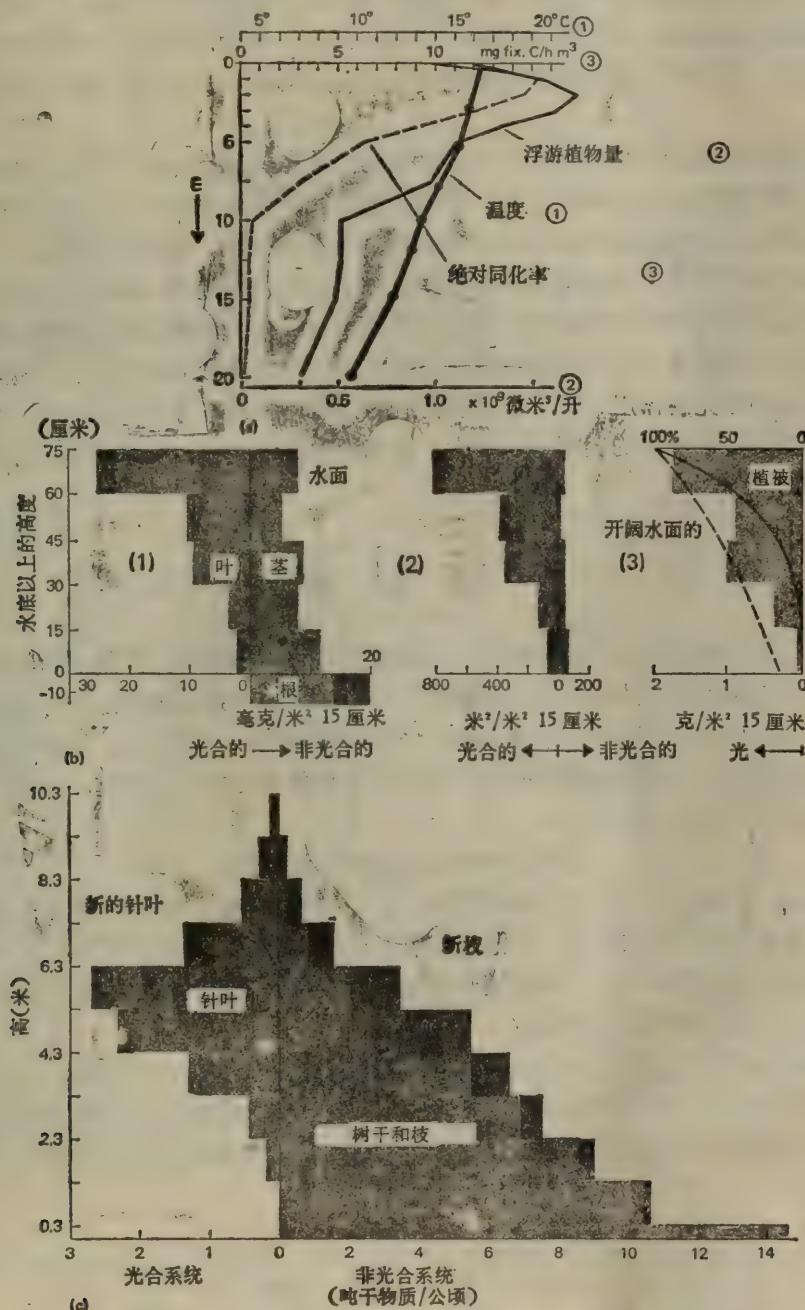


图3-1 在水生和陆生群落中生产量和生物量的垂直分布。(a) 在康斯坦茨湖中的浮游植物数量和垂直密度以及能量同化的速度(引自Elster, 1966)。(b) 莖草(Potamogeton Crispus)群落:(1)生物量被分为叶、茎和根, 实心部分代表冬芽。(2)植物群落中叶绿素的浓度。(3)群落中的叶面积和光线的断面。实线表示群落中的光; 虚线表示开阔水域中的光(引自Ikusima, 1965)。(c) 日本松-云杉-冷杉森林的结构和生产系统(引自Monsi, 1968)

某些群落的生产量一贯较高。例如，大米草 (*Spartina*) 盐沼可能有 3300 克/(米²·年) 的净生产量；甘蔗田的净生产量是 1725 克/(米²·年)；杂交玉米是 1000 克/(米²·年)；某些热带作物是 3000 克/(米²·年)。如此高的生产力通常是由于有附加能量补充到该系统中的缘故。这种补充可能是较暖的温度，较大的雨量，循环或流动的水。就农作物而论，附加的能量还有用于耕作和灌溉的矿物燃料的利用，肥料的利用和害虫的控制。

在生态系统的结构纵断面内有生物量的垂直分布（见图3-1）。叶生物量的垂直分布或浮游生物的富集影响光线的穿透，反过来光又影响生态系统中生产量的分布。在水生生态系统中，生产能力最大的区域不是在阳光普照的水面，而是在水面以下的一定深度，这种深度取决于水的透明度和浮游生物生长的密度。随着水深度的增加，光强度减弱，直至达到被浮游植物吸收的光正好足够满足呼吸作用的需要和生产等于呼吸这一点为止。这通称为补偿水平。在森林生态系统中也存在着类似的情况。光合生物量的最大数量像最高的净光合作用一样，不是在树冠的顶端，而是在最大光强度以下的某点。尽管植物种类和生态系统的类型差别很大，但不同生态系统中的生物量垂直剖面似乎是十分相似的。

食 物 链

植物贮存的能量沿着吃与被吃的一系列环节通过生态系统，这就是食物链（见图3-2）。食物链是可以描述的。当用图解表示时，它们由一系列箭号组成，每个箭号从一个种指向另一个种，对于后一个种来说，前一种就是它的食物来源。例如图3-2中沼泽植被被蝗虫所吃，蝗虫被鼩鼱所吃，鼩鼱又被沼泽鹰或猫头鹰所吃。这样我们就得出了一个能够由下式表示的关系。

沼泽草→蝗虫→鼩鼱→沼泽鹰

但如图所示，没有一种生物完全依赖于另一种生物而生存；一些食物资源是共同享用的，尤其在食物链的初始环节。沼泽植物被各种鸟、哺乳动物和鱼所吃，而一些动物又被不同的食肉动物所吃。这样食物链互相连接起来形成食物网，食物网的复杂性在生态系统内和生态系统之间各不相同。

在食物链的每个环节上有很大一部分势能以热的形式丢失掉。结果，每个营养层次上的生物传递给下一个营养层次的能量少于它们所得到的能量。这种情况使任何食物链限制在四个或五个环节以内。食物链越长，可供最后营养层次上的生物利用的能量就越少。

食 草 动 物

以植物组织为食物的是许许多多的植物消费者，即食草动物。食草动物能将贮存在植物组织里的能转化为动物组织里的能。在群落中，它们的作用是必不可少的。因为如果没有食草动物较高营养层次的生物就不可能存在。英国生态学家Charles Elton在他的经典著作《动物生态学》一书中建议用关键性工业这个词来表示以植物为食物的动

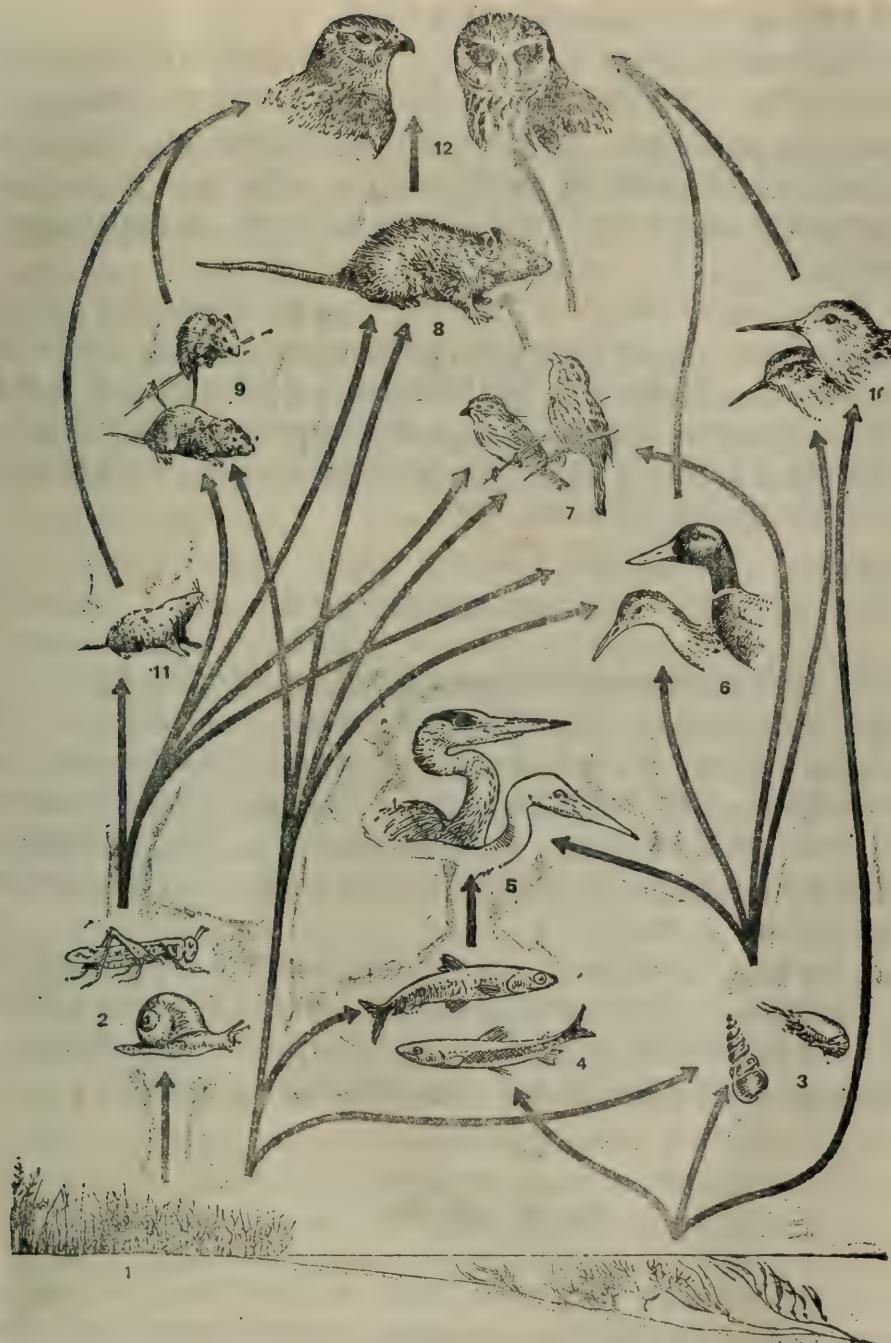


图3-2 在盐角草属 (*Salicornia*) 盐沼中的一个仲冬食物网 (旧金山海湾地区)。生产者生物：(1) 陆生的和盐沼植物被以蝗虫和蜗牛为代表的食草的陆生无脊椎动物所消费 (2)。海洋植物被食草的海洋和潮间无脊椎动物消费 (3)。以胡瓜鱼和鳀为代表的小型鱼类 (4) 以来自两种生态系统的植物性物质为食物。随后鱼又被以大苍鹭和普通白鹭为代表的一级食肉动物所消费 (5)。继续穿过食物网，我们看到下列杂食动物：钟舌秧鸡和绿头鸭 (6)；稀树干草原和一种北美麻雀 (*Melospiza melodia*) (7)；褐家鼠 (8)；加利福尼亚田鼠和盐美洲禾鼠 (9)；最小的和西方的鹂 (10)。到处跑的鼩鼱 (11) 是一级食肉动物，顶端的食肉动物 (二级食肉动物) 是沼泽鹰和短耳鸮 (12)。
(由R.F.Johnston改编的食物链, 1986a)

物。这些动物非常丰富，许多其他动物都以它们作为食物。

只有食草动物才能适应以高纤维素食物为食。牙齿结构的改变，结构复杂的胃，长的肠，发育良好的盲肠，共生的植物区系和动物区系使得这些动物能够利用植物组织。例如，像鹿这样一类的反刍动物有一个分成四室的胃。当这些动物吃草时，它们把草匆匆地吃进。吃的草进入到第一和第二胃（瘤胃和蜂窝胃），在那里通过加进水分、肌肉活动的揉捏和细菌发酵而软化成浆状。这种动物在空闲时反刍食物，把食物更彻底地咀嚼，然后再嚥下去。

兔形目（Lagomorpha）动物——兔、野兔和鼠兔——有一个简单的胃和一个大的盲肠。在粪粒的形成中，一部分嚥下去的食物受到微生物的作用，成为蛋白质的膜包裹着的湿润的、软的屎粒，然后进入大肠。软屎粒比硬屎粒含蛋白质量高，含纤维素量低，易被兔形目动物重新吞入（食粪性）。通过食粪性动物再循环的粪便量可以达50—80%。这种重新摄取是重要的，因为它能供给细菌所合成的维生素B，保证更彻底地消化干物质和更好地利用蛋白质（见McBee, 1971）。

食肉动物

食草动物又是以其他动物为食的食肉动物的能量来源。从一般的和普通的意义上来说，食肉动物被看做是比较大的、能杀死并吃掉比较小的猎物。但是，如果人们从最广泛的意义上来考虑食肉动物，那么任何以其他动物或动物体的组织为食物的动物，从功能上来讲都是食肉动物。这样，食肉动物就可以包括寄生物。寄生物生活在生物体内或生物体表上，并从它们的宿主吸收营养，但实际上没有杀害它们。同样，食肉动物还将包括从寄主吸收营养直到寄主死亡为止的拟寄生动物。在宿主死亡后，拟寄生动物便转入生活史的另一个阶段，不再依赖于寄主。

直接以食草动物为食物的动物称为一级食肉动物或二级消费者。一级食肉动物为二级食肉动物再提供能源。典型的食肉动物非常适应肉食。鹰和猫头鹰有用来抓捕获物的锋利的爪和用来撕肉的钩状的嘴。哺乳动物中的食肉动物有用来咬住和刺破捕获物的犬齿，而颊齿则退化，但有很多食肉动物具有锋利而有脊突的剪切齿或裂齿。

杂食动物

因为许多消费者并不局限于一种营养层次上取食。所以并非所有的消费者都能单纯地放入某一种营养层次，赤狐以浆果、小的啮齿动物、甚至死动物为食物。因而它就同时处于食草和食肉这两个营养层次上，并且起着食腐动物的作用。有些鱼类同时从植物性和动物性的物质为食物。基本上是食草的白足鼠也以昆虫、小鸟和鸟卵为食物。包括白足鼠在内的许多种动物是同类相食的。正如人们或许愿意相信的那样，这些动物不仅在食物极端不足的时候吃它们同类的肉，而且经常做为补充食物的一种方法。许多动物的食性随着季节、生活史的不同阶段以及生物体的大小和发育而发生变化（见图3-3）。既食用植物性物质，又食用动物性物质的消费者称为杂食动物。

分 解 者

分解者组成所谓最后的摄食生物群。这是对一个复杂的动植物机能群的一种过分简化的概括。腐解生物所完成的作用与光合作用正好相反——有机物被分解成为无机化合物（有机物就是由这些无机化合物合成的）；通过光合作用固定的能量又以热的形式回到周围环境。分解过程包括一系列复杂的食物链，在食物链中腐解生物利用死的植物性物质及动物性物质和能量。

虽然分解作用和某些生物群有关，但是在许多方面当食草动物吃植物或食肉动物吃它所捕获的动物时分解作用就开始了。动物为了本身营养的需要，不仅从它吃的食物中得到无机物和营养物，而且在部分分解的粪便中还贮存着一部分物质。没有消耗的那一部分物质以有机碎屑的形式被微生物分解。从这个意义上讲，所有的动物既是消费者，又是分解者。

当叶子还长在植物上的时候，叶子的微生物分解就开始了。活的植物产生不同数量的分泌物，这些分泌物供养着丰富的表面微生物区系。这些微生物以分泌物和任何脱落的细胞物质为食物。分泌物是在下雨的时候从叶子中淋溶出来的养分。

参与主要的分解作用的生物包括大型的和微型的两个分解生物群。在从地面开始3—4英寸*深的1平方英尺**的温带阔叶林土壤中，可能有十几亿以上生物。其中大约40%是细菌，50%左右是用显微镜才可以观察到的真菌；5—9%可能是原生动物；0.05%可能是真真菌（蘑菇）。用肉眼可以看到的动物，即大的动物区系，估计只占种群总数的0.04%。大多数是以死物质为食的腐生生物。

大型生物包括小的吃碎屑动物，如陆生生态系统中的弹尾类（Collembolas）、螨类、千足虫、蚯蚓、线虫和蛞蝓，以及水生生态系统中的蟹、软体动物和蠕虫等。像蚯蚓那样的食碎屑动物起“还原分解者”的作用。它们摄取有机物，把它裂成更小的碎片，把碎片与土壤混合，再把这种混合物排泄出来，传播孢子，甚至把促进微生物生长的物质加了进去，上述的还原分解者也吃和有机碎屑在一起的细菌和真菌以及依靠这些物质为生的小原生动物和小无脊椎动物。其中一些分解者是以细菌和真菌为食物的食微生物者。这些食微生物者可以减少细菌和真菌的种群，抑制种群密度的增加，加速土壤微生物的分裂，从而加速微生物的活动性。然后还原分解者把有机碎屑分解成更小的碎片，使碎片更适于微生物的作用，同时利用贮存在细菌和真菌生物量中的能量和营养物。这些大型动物区系通过释放贮存在微生物种群生物量中的营养物来促进营养物的再循环。

有机碎屑的最后分解是通过真还原者、异养菌和真菌来完成的。细菌可能是好氧的，需要氧做为电子受体；它们也可能是厌氧的，在没有氧的情况下通过利用某些无机化合物做为氧化剂进行新陈代谢活动。厌氧菌通常在水的泥浆和沉积物中找到。做为细菌的一个类群它们是动物有机质的主要分解者。植物有机质的主要分解者是真菌，真菌的

* 英寸(in) [= 0.0254m] , 下同。——译者注

** 英尺(ft) [= 0.3048m] , 下同。——译者注

菌丝伸到动、植物有机质中。细菌和真菌都产生进行特殊化学反应所需要的酶。酶是分泌在动、植物有机质上的，产物的一部分做为食物被吸收，剩下的部分供其他生物所利用。一旦细菌和真菌的一个类群按照它的能力利用了物质，那么另一个细菌和真菌的类群就迁移进去继续这个过程。因此，在有机碎屑中发生着微生物的演替过程，直至最后有机碎屑被还原成元素养分时为止。

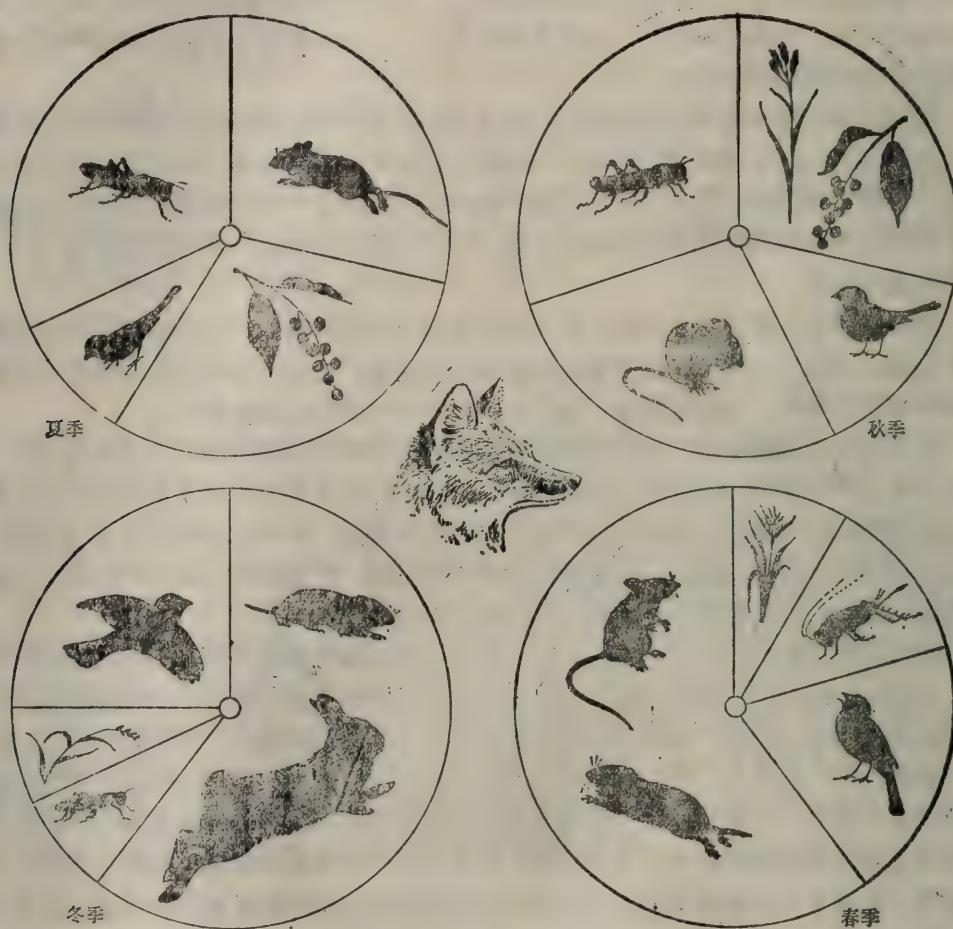


图3-3 诸如赤狐一类的许多动物的食性是受季节的周期性变化影响的。植物开花季节和动物的繁殖活动影响着全年的食物利用。请注意，在夏季和秋季以果实和昆虫为主要食物，春季和冬季则以啮齿类动物为主要食物（引自Scott, 1955）

包括分解者在内的食物链经常扩展到传统的食草动物—食肉动物食物链中去（见图3-4）。事实上，在总的食物链图式中，分解者经常被认为是一些远缘的、难于分类的摄食类群，它们实际上具有像食草动物或食肉动物一样的功能，这种功能取决于它们的食物来源，即死的植物性物质和动物性物质。也许，只有把有机化合物转化为能进行光合作用的植物能够利用的无机养分的细菌，才不放在食草动物和食肉动物的普通分类之中。无论如何，分解作用的最终结果是低浓度的矿物质转化成了植物能够吸收的养分。

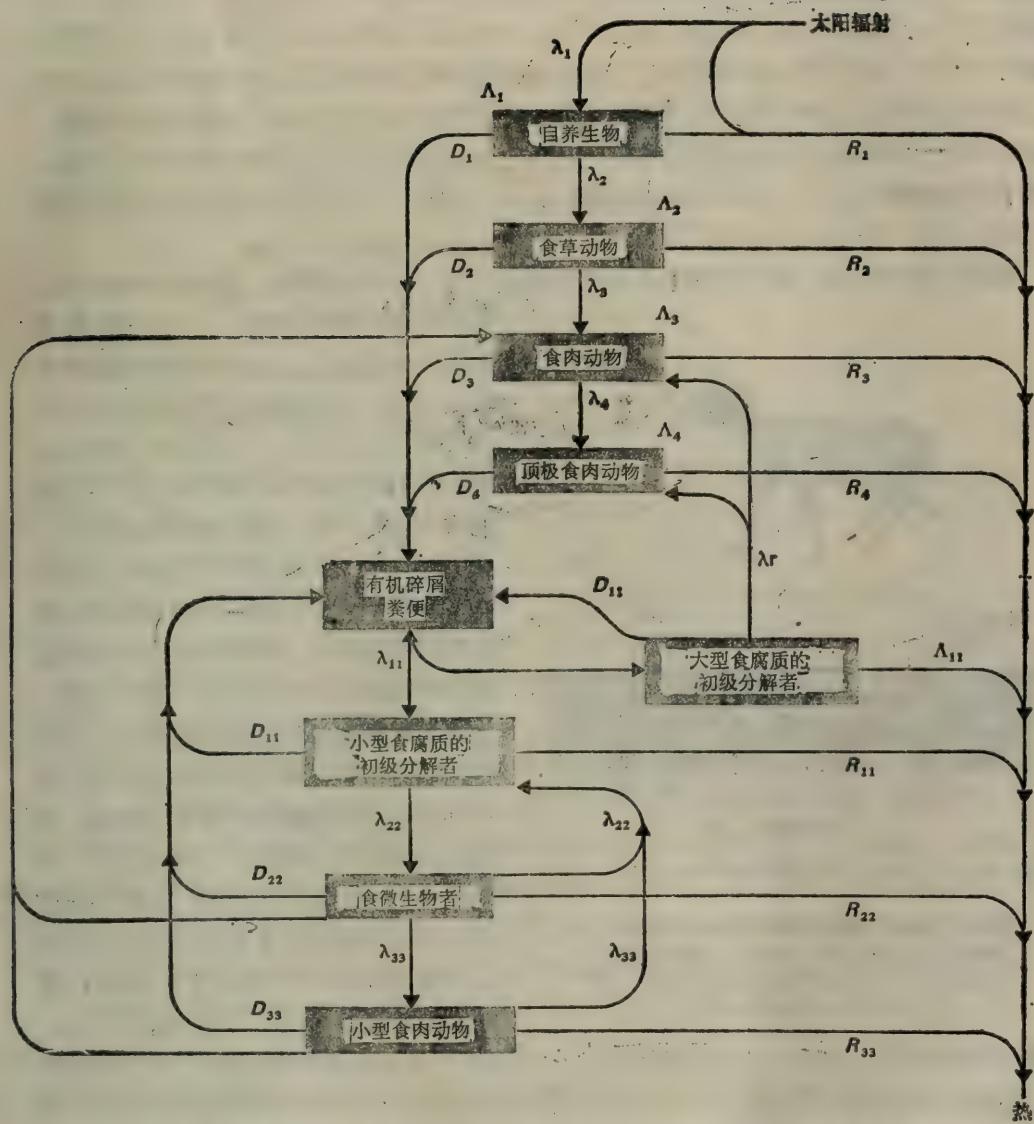


图3-4 碎屑食物链和牧食食物链的模式图。从自养生物分出两条食物链，一条是向牧食的食草动物食物链，另一条是向食碎屑的生物食物链。注意这两条食物链之间的关系
(仿Paris, 1968)

第二生产量

净生产量对生态系统的异养生物成员来说是可利用的能量。至少在理论上说，所有生产量对于牧食生物者或分解者生物都是可利用的能量，但以这种方式很少能把净生产量全部利用掉。任何生态系统的净生产量，都可以通过被人或诸如风或水流这样的其他动因，分散到这个生态系统以外的别的食物链中去。例如，盐沼净生产量的45%左右丢失到河口湾水体中去(Teal, 1962)。很多活物质是食草动物的动物所无法利用的，因

为它们不能达到这些植物。活的有机物质，只要它还是活的，分解生物和吃碎屑生物就无法利用它，而食草动物又可能不喜欢吃死的生物体。食草动物可以利用的净生产量在不同年份和不同地区可能都不相同。消耗量将随着食草动物的类型和种群密度而发生变化。植物性物质一旦被吃掉，就有相当大的一部分可能没有被消化，只通过动物体，其多少取决于植物的种类和食草动物的消化率。蝗虫仅同化它所吃掉的草的30%左右，70%做为废物排出体外 (Smalley, 1960)。另一方面，小鼠大约同化它们所吃掉的物质的85—90% (Golley, 1960; Smith, 1962)。

物质只要被吃下，其中的能量不是用于维持生活、生长和繁殖，就是随着大小便从体内排出 (图 3-5)。一部分能量将通过小便而丢失，丢失的数量取决于生物的种类，而能量的丢失可能是不定的和经常是相当高的 (Cook 等, 1954)。

另一部分能量做为发酵气体丢失。在通过大小便和气体丢失后剩余的能量中，部分被用于“热增长”，热增长是超过基础代谢或静止代谢所需要的那部分新陈代谢需要的热。剩下的另一部分能量是用于维持生活和生产的“净”能量。这种净能量包括捕捉或获取食物、动物日常活动中肌肉活动消耗的以及用于修补动物体磨损和撕裂所需要的能量。维持生活所用的能量以热的形式丢失。用于维持生活的能量在小的、活跃的和热血动物中消耗的能量最高，它是固定的或不能减少的。在小的无脊椎动物中，能量的消耗随着温度的不同而发生变化：

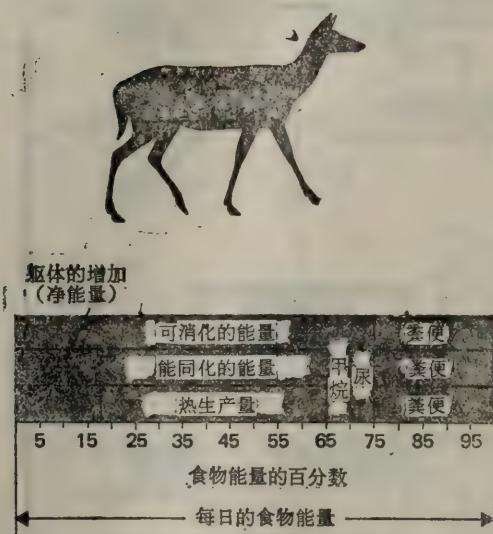


图3-5 白尾鹿的能量代谢终产物的相对值。
请注意，与那种以热、气体和大小便形式丢失的能量相比，增加的净能量（体重）很少。鹿
是一级消费者或食草动物

能量平衡中只有在相当狭窄的温度范围内才有结余，即正的能量平衡。在低于 5 °C 的情况下，蜘蛛变得不活泼并停止吃食，于是不得不利用贮存在体内的能量来满足新陈代谢的需要。在 5 °C 左右时，蜘蛛同化的能量接近于通过呼吸而丢失的能量。从 5 — 20.5 °C 时，蜘蛛同化的能量多于呼吸丢失的能量。超过 25 °C 时，蜘蛛维持正的能量平衡的能力迅速下降 (Van Hooke, 1972)。超过维持生活和呼吸作用所剩余下来的能量，进入到包括新组织、脂肪组织、生长和形成新个体在内的生产量中。生产量的这种净生产的能量是第二性生产量 (secondary production)。在第二性生产量中没有被称为总生产量的部分。类似于总生产量的那部分实际上是同化量。当种群的出生率和个体的生长速度最高时，第二性生产量最大。很明显，净生产量最高的时间与第二性生产量最高的时间通常是一致的。

这种程式概括在图 3-6 中。它对任何消费者生物，无论是食草动物或食肉动物都是适用的。食草动物代表食肉动物的能量来源；像食草动物的植物性食物一样，食草动物体内所有的能量不是都能被食肉动物所利用，诸如皮、骨骼或内部器官等部分就没有

被消耗，而且上述的新陈代谢损失也能够说明这点。在每个能量传递过程中，只有相当少的能量对下一个消费层次才是有用的。

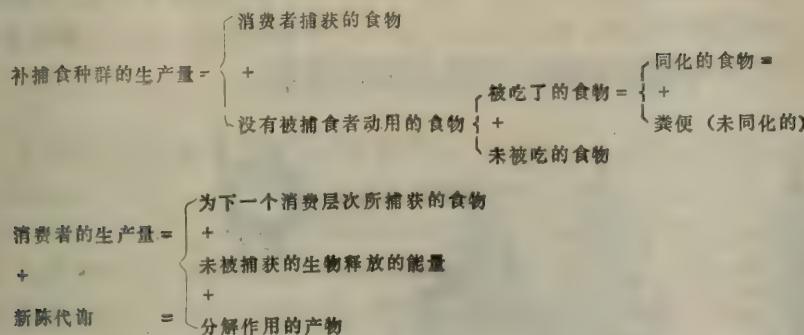


图 3-6 第二性生产过程中能量流动成分的模式 (引自 Rafe, 1967)

正象净第一性生产量受许多易变的因素所限制一样，第二性生产量也受这些易变的因素的限制。数量、质量（包括营养状况和消化率）和净生产量的有效性是三种限制因素。第一性生产量和有效的第二性生产量的利用程度也是限制因素。

净生产量可用两种不同的比率检测出来。一种是同化量（从食物中吸取的能量）对摄食量（实际吃下的食物）的比率，即A/I。这种比率是用来测量消费者从它所吃下的食物中得到能量的效率。另一种是生产量对同化量的比率，即P/A。这种比率是用来测量消费者把同化的能量形成新组织的效率（即第二性生产量的效率）。

消费者种群转化它所消耗或摄食能量的能力，是随着消费者的种类和消费类型而发生变化的。脊椎动物大约用掉它们在新陈代谢过程中所同化的能量的98%，仅有2%左右构成净生产量，无脊椎动物利用它们在新陈代谢过程中总能量的79%。因此，无脊椎动物把它们所同化的能量转化为生物量的部分比脊椎动物大。如果人们把动物界分成有热调节的，即恒温动物和无热调节的，即变温动物这样两个大的类群，那么这两个类群之间就会形成比较明显的区别。从上述可知，无热调节的动物与有热调节的动物相比，前者是更有效的次级生产者。然而在它们的同化效率上有个重要的区别。变温动物在消化食物过程中有30%左右的效率，而恒温动物则大约有70%的效率。因此变温动物必须消耗很多卡的热来获得足够的能量，以满足它们维持生活、生长和繁殖的需要。

主要食物链

在任何生态系统中都有两个主要的食物链，即牧食食物链和碎屑食物链（见图3-4）。由于高的现存量和对第一性生产量的比较低的收获量，所以在大部分陆地和浅水生态系统中碎屑食物链是最重要的食物链。在深水生态系统中，因为它们的生物量低，生物的周转过程迅速以及收获率高，所以牧食食物链是占优势的食物链。

输送到两条食物链上的能量在各种生物群落是各不相同的。在潮间盐沼泽里，只有10%以下的活植物物质被食草动物所消耗，而90%则被食碎屑的生物和分解者生物所消耗（Teal, 1962）。事实上，潮间盐沼泽的大多数生物是从死的植物性物质中得到它们所需要的大部分能量的。在苏格兰的松树种植园里，每年所固定的能量的50%被分解者

所利用(见图3-7)。其余部分贮存在树干里或做为产量而被运走(Ovington, 1961)。在某些群落中,尤其是在轻度放牧的草原,没有消耗的有机物可以积累起来,特别是在外界环境对微生物的活动不利时,物质可以在一段时间内暂时离开循环。分解者或碎屑食物链从食草动物和食肉动物的废物和尸体中得到附加的物质。

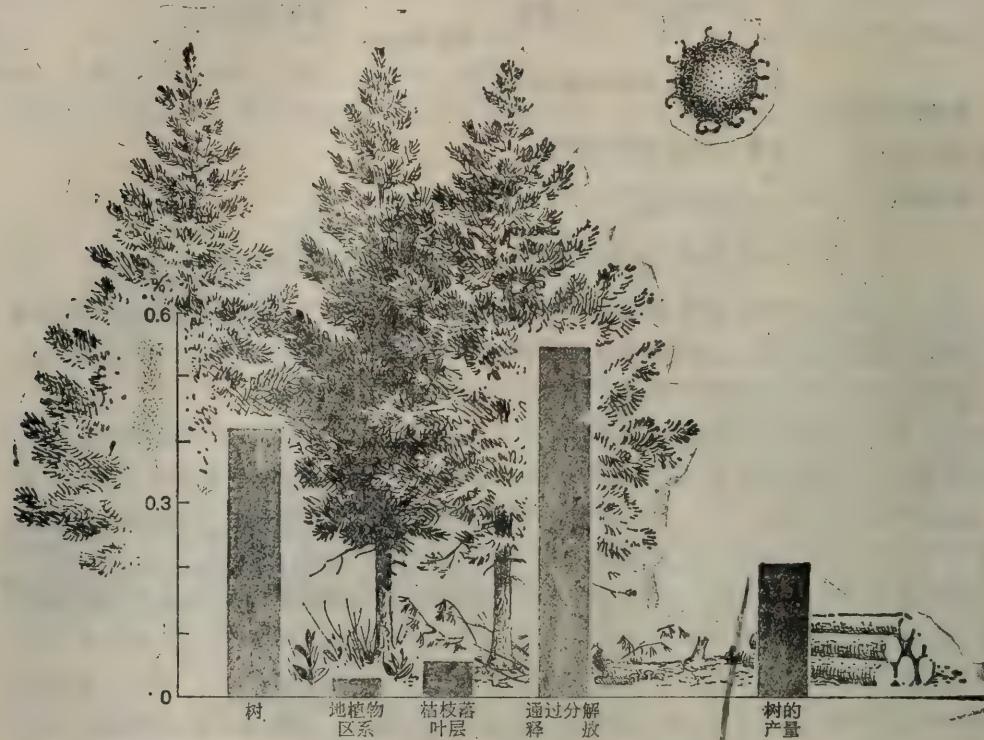


图3-7 种植了23年的苏格兰松树种植园所同化的1.3%的太阳能（净生产量）的去向（引自J.O.Ovington, 1961）

在群落中有若干条辅助的食物链，其中包括寄生食物链和腐生食物链。由于寄生物的生活史，所以寄生食物链是非常复杂的。在食物链中，一些寄生物通过食肉动物从一个寄主转到另一个寄主。对寄生物可以从一个寄主转移到另一个寄主。其他的寄生物通过昆虫的血流或植物的液汁从一个寄主转到另一个寄主。在寄生物与寄生物之间也存在食物链。寄生在哺乳动物和鸟类体上的蚤目昆虫反过来又被细滴虫属(*Leptomonas*)的原生动物所寄生。小蜂在姬蜂或寄蝇的幼虫上产卵，而寄蝇的幼虫又寄生在其他昆虫的幼虫上。在这些寄生食物链中，从寄主开始，食物链上的生物随着各个营养层次而逐渐变得更小，更多。

包括腐生生物——以死物质为食物的生物——的食物链可能向两个方向延伸：向食肉动物或向微生物的方向延伸(图3-4)。这些摄食生物类群在能量的最后消耗中的作用已经提到过了。但是它们也做为许多其他动物的食物。蛞蝓吃某些双翅目和鞘翅目的幼虫，这些幼虫生活在真菌的顶端，以柔软的物质为食物。哺乳动物，尤其是红松鼠和花鼠吃森林中的真菌。死的植物残体是弹尾目昆虫和螨的食物来源，而弹尾目昆虫和螨又被食肉的昆虫和蜘蛛所吃，反过来，所有这些又都是食虫鸟类和小哺乳动物的能量

来源。绿头苍蝇在动物尸体上产卵，并在24小时内蛆型幼虫就孵化出来。它们不能吃固体组织，而是通过酶促作用使肉变臭，并以蛋白质物质为食物。这些昆虫又是其他生物的食物。

能量通过自然食物链的流动

在自然界中食物链是相当难于研究的，但是有一条食物链已经相当仔细地研究过了(Golley, 1960)，这条食物链包括弃耕田植被、田鼠和最小的鼬(图3-8)。田鼠几乎是专门食草的，而鼬则主要以田鼠为食物。植被把约1%的太阳能转化为净生产量，即植物组织。田鼠消耗它们可以利用的植物性物质的2%左右，而鼬所消耗的大约是田鼠的31%。在同化的能量中，植物通过呼吸作用大约丢失15%，田鼠丢失68%，鼬丢失93%。鼬利用了这么多它所同化的能量以维持生活，所以不可能有捕食鼬的食肉动物生存了。

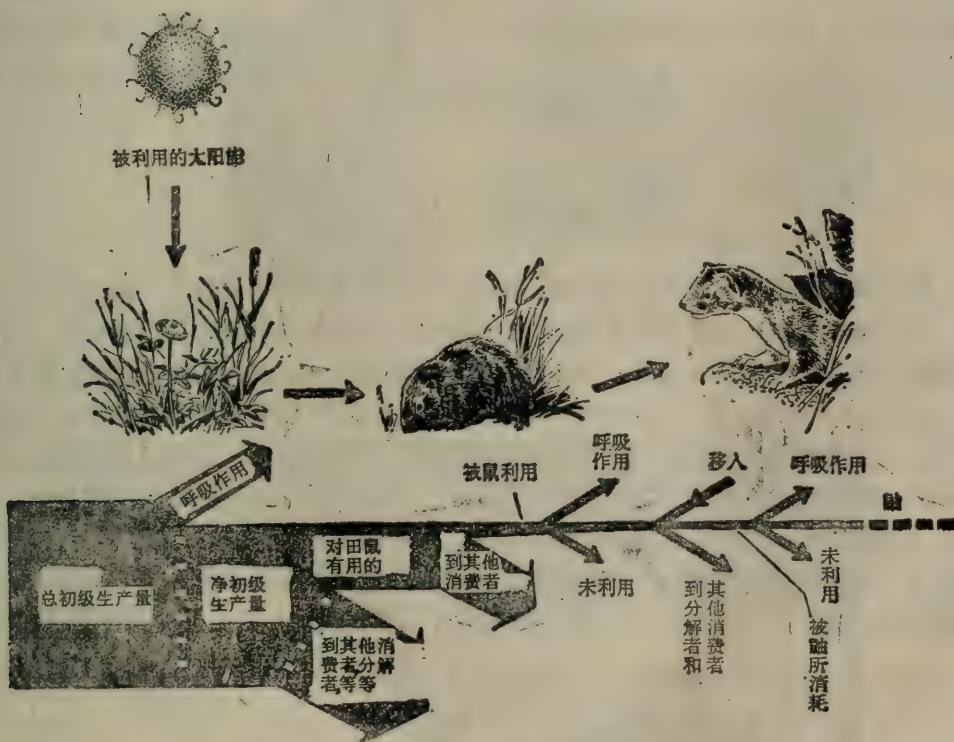


图3-8 在美国密执安州南部的一个弃耕田群落中通过一个食物链的能量流动。方块和箭头的相对大小表明能量通过每条途径流动的数量。能量的多少用卡/(公顷·年)来表示(引自Golley, 1960)

注：净初级生产量即为净第一性生产量。下同。

用比较一般的意义上来说，当能量通过生态系统比植物层次更高的层次传递时，能量大量减少，只有十分之一的能量能从一个营养层次传递到另一个营养层次。因此，假如食草动物所消耗的植物能量平均为1000千卡，那么将只有100千卡左右的能量转变为食草动物的组织，10千卡的能量变成一级食肉动物的生产量，1千卡的能量传递到二级

食肉动物。所以，传递到二级和三级食肉动物的有效能量是如此之少，以致如果生物只依赖那种能量作为唯一的能量来源，那么只有很少数的生物体能够生存下去。因此，实际上每条食物链只有3—4个链环，5个链环是非常罕见的。在生态系统中，第五链环显然是一个昂贵难得的链环。

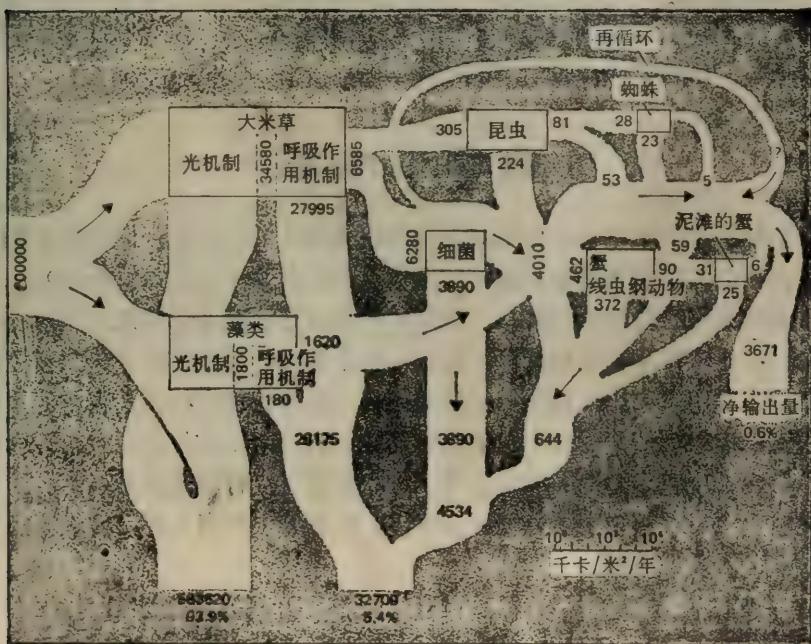
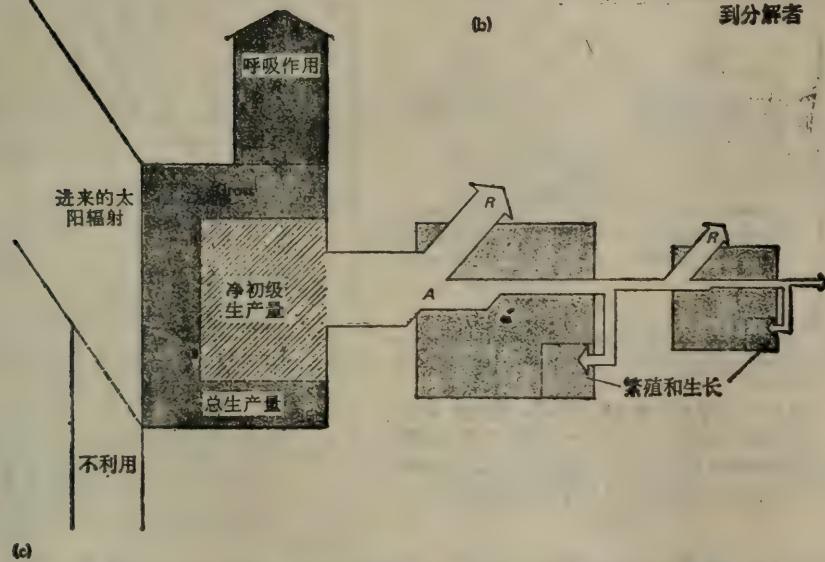
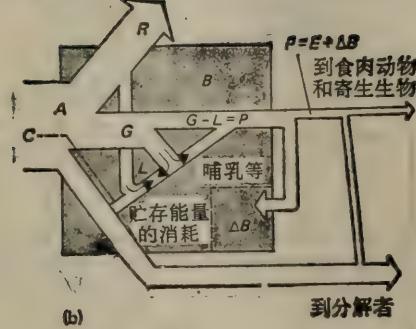
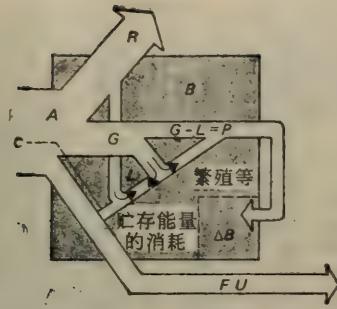
从植物、田鼠、鼬食物链的实例来看，不是所有绿色植物的生产量都被食草动物所消耗，也不是所有的食草动物都被食肉动物所消耗，这一点是相当明显的。事实上，在草原生态系统中，通过光合作用贮存的能量有 $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ 没有被家畜所利用，而是以死植物性物质的形式回到土壤，而食草动物则只消耗不到 $\frac{1}{4}$ 的能量（Hyder, 1969）。在食草动物消耗的能量中，大约有一半以粪便的形式回到土壤。在森林生态系统中，昆虫仅消耗树叶年生产量的2.5%左右，被食树液的生物所消耗的能量除外（Van Hook, 1972）。蝗虫仅消耗它们可以利用的净生产量的2%（Smalley, 1960），而田鼠大约消耗7%（Golley, 1960）。无论食肉动物捕食的技术如何熟练，也不能把它的猎物完全消灭掉。在弃耕田生态系统中，鼬只消耗它可以利用的能量的30%（Golley, 1960）。在美国爱达荷州，鹿和驼鹿种群是美洲狮种群可以利用的能量，但美洲狮种群只利用其4%以下（Hornoker, 1970）。所有没被利用的生产量，包括初级生产量和次级生产量以及不可食的和未被消化的部分，最后都被分解者所利用。

营养层次

生态系统是由许多食物链组成的。由于没有一种生物完全是靠另一种生物而生活的，所以食物资源，特别是在食物链的初始环节，是由许多种生物共同享用的。这样，食物链交织在一起形成食物网，食物网的复杂程度在生态系统内和生态系统之间各不相同。如果把所有在同一环节上猎取食物的生物（也就是说，所有那些完全或部分以植物为食物，完全或部分以食草动物为食物的生物等等）概括在一起，那么，这条食物链的结构就可以简化成一系列单独的点，每个点代表生态系统的一个营养层次或摄食层次。这样，食物链的每一个环节代表一个营养层次。诸如蝗虫和蜗牛这样一类在比较低的营养层次上的动物可以只占据一个营养层次。但是大多数在较高营养层次上的动物——诸如田鼠和北美麻雀（图3-2）——同时占有几个营养层次。这样，第一营养层次属于生

C = 消耗量
A = 同化量
G = 贮存能量的总增长量
L = 贮存能量的总丢失量
P = 新组织的生产量
B = 生物体量或现存量
ΔB = 现存量的变化
F = 排粪量
E = 减少量 (elimination)
U = 排泄的产物

图3-9 能量流动的模式。（a）通过单个生物的能量流动，注意能量的损耗和以生物体增大的形式积累起来的那部分能量。（b）通过种群的能量流动。（c）通过生态系统的能量流动。这种模式把分解者看做是若干营养层次的一个，而不把它们看做是一个单独的营养途径。（d）通过美国佐治亚州的盐沼的能量流动（Teap, 1962）



产者，第二营养层次属于食草动物，第三营养层次属于一级食肉动物等等。

虽然大部分生态学资料认为营养层次不包括分解者和侧链，但在逻辑上它们应当包括（图3-9）。如前所述，分解者和寄生物根据食物来源的性质应被认为是食草动物或食肉动物。以死的植物性物质为食物的和有蹄动物的瘤胃中的细菌从功能上说应被视作食草动物。以动物躯体为食物的分解者应被视作食肉动物，等等。根据这种观点，可把一个生态系统中能量传递的所有不同级别结合于某个营养层次之中。

为了说明这个问题，Weigert和Owens（1971）提出一个稍微不同的方法，在这个方法中考虑到除自养生物以外的、牧食食物链的和碎屑食物链中的营养层次（图3-10）。他们把所有利用活物质的生物称为活食生物（biophage），把所有利用死物质的生物称为腐食生物（sapophage）。一级活食生物利用活的植物，是传统的食草动物。而一级腐食生物则以死的植物性物质和一级活食生物所排出的有机物为生。反过来，一级活食生物在死亡后被二级腐食生物所利用，二级腐食生物功能上是真正的食肉动物。依次，一级腐食生物可以被二级活食生物利用。虽然这个模式和其他模式一样，不能区分出同时占有几个营养层次的生物，但它表明分解生物确实占有一定的功能层次。

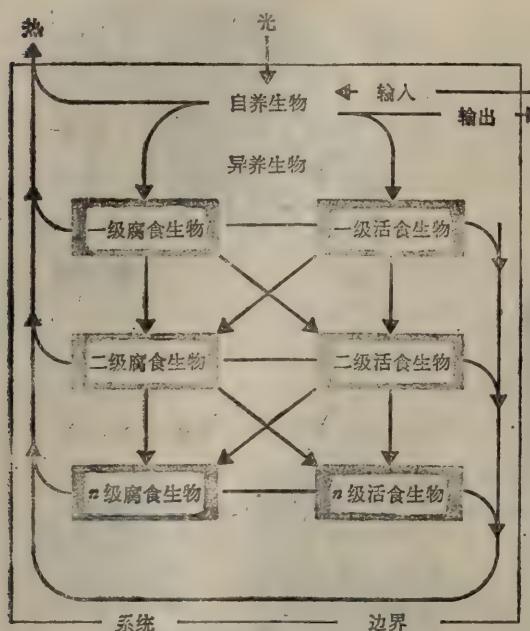


图3-10 双渠道能量流动模式，这个模式把能量流动分成两条途径，一条被以有生命的物质为食物的生物利用，一条是被以无生命的物质为食物的生物利用（引自Weigert和Owen, 1971）

物所利用，二级腐食生物功能上是真正的食肉动物。依次，一级腐食生物可以被二级活食生物利用。虽然这个模式和其他模式一样，不能区分出同时占有几个营养层次的生物，但它表明分解生物确实占有一定的功能层次。

生态金字塔

假如人们计算包含在每个营养层次的全部生物量或活的组织，以及在它们之间传递的全部能量，人们就能够为生态系统构成生物量和能量的金字塔（图3-11）。

生物量金字塔用生物的重量或其他测量活物质的方法表示生物的总量或在任一时间的已固定的总能量（即生物现存量）。由于在每个连续的环节中都要失去一些能量或物质，所以每个营养层次上的生物总量都受到在前一个营养层次的被贮存的能量所限制。在一般情况下，生产者的生物量一定比靠它为生的食草动物的生物量大，而食草动物的生物量又一定比食肉动物的生物量大。对于大多数群落，特别是陆地群落和浅水群落，这种情况通常造成一个顶端逐渐尖细的金字塔，那里的生产者众多，有机物质积累显著，生活周期长，收获率低。

但是，不是所有生态系统都这样。在诸如湖泊和开阔海洋这样的水生生态系统

中，第一性生产量集中在微型藻类中，这种微型藻类的特点是生活周期短，有机体繁殖迅速，有机物质积累少和被食草性的浮游动物大量食用，所以在任何时点，它的现存量是低的。结果这些水生生态系统的生物量金字塔被颠倒过来；底部比它所支持的生物结构小得多。

在根据能量来计算生产量时，金字塔只表示在各个营养层次上能量流动的总数。构成能量金字塔的基础是单位时间内产生的有机物的量或食物通过食物链的比率。一些生物的生物量可能很小，但它们同化的和通过的总能量可能明显大于生物量较大的生物。在一个生物量金字塔上，这些生物在群落中所表现出来的重要性似乎比实际上的小得多。

由于从各个营养层次传递给下一个营养层次的能量比它得到的能量要少，所以能量金字塔是逐渐尖细的。这符合热力学第二定律。在生产者的生物量少于消费者的生物量的情况下，尤其在开阔水域的群落中，它们贮存和传递的能量则必定大于下一营养层次上的生物所贮存和传递的能量。否则，生产者维持的生物量就不会大于生产者本身的生物量。这种高的能量流动是靠单个浮游生物的迅速周转，而不是靠群体总生物量的增加来维持的。

在生态学文献中，普遍使用的另一个金字塔是数量金字塔（图3-11a）。这种金字塔是由C. E. Elton (1972) 提出的，他指出食物链每个环节中的生物的数量有很大的不同。虽然在下层的营养层次上的生物是最丰富的，但金字塔偶尔也会被颠倒过来。例如一棵树只代表在生产者这一层次上的一个生物体，然而却供养着数以千计的消费者动物。在食肉动物的连续的链环上，食肉动物的数量迅速减少，到了金字塔的顶端就只有很少的食肉动物了。数量金字塔往往和另一个类似的金字塔混淆，在这种金字塔中，生物按各种大小分类，然后按丰富程度的次序进行排列。在这里比较小的生物又是最丰富的，但是这种金字塔并不表示一类群对另一种类群的联系。

数量金字塔忽视生物的生物量，虽然某种生物的数目可能更多些，但是它们总的重量或生物量可能比不上较大生物的总重量。数量金字塔既不表示转移的能量，也不表示被有关的类群利用的能量。因为生物数量的变化非常大，所以用同一数字级别表示整个群落是有困难的。

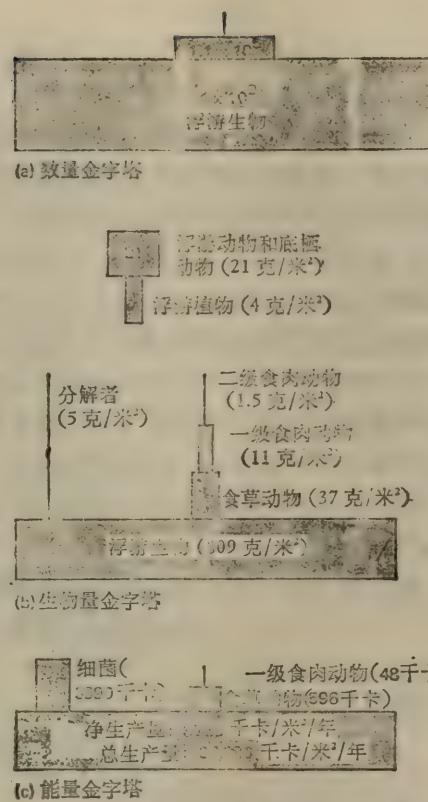


图3-11 生态金字塔（引自W. E. Pequegant, 1961; H. T. Odum, 1957; Harvey, 1950; Teal, 1962）

生 态 效 率

在一个营养层次范围内，被同化的能量总数和被利用的能量总数之间的关系，对于食物链中一个营养层次有多少能量能够传递到下一个营养层次上有着重大的关系。效率是能量的有用输出量与输入量的比率。讨论效率的方法有好几种。在能对它们进行比较之前，必须确定有关的参数。一个参数是摄食量，即消费者摄取食物或能量的量，或生产者吸收有效光的总数。同化量是指在消费者的消化道中吸收的食物的总数、分解者吸收细胞之外的产物的总数、植物在光合作用中所固定的能量总数。呼吸量是指在新陈代谢和一切形式的活动中丢失的全部能量，包括在尿中丢失的能量。净生产率是指积累的能量和呼吸作用后剩余的能量。生产量是指从一个营养层次传递到下一个营养层次的即部分生产率，这是指实际上可用的部分，但不包括分解者的损耗（如果分解不作为营养层次的一部分的话），损耗于其他系统或现存量的增加或减少。根据这种前后关系，生产量必须作为产量来认识。

同化效率是一种有用的能量传递效率的指标。在生产者，这个指标将如下式：

$$\frac{\text{植物固定的能量}}{\text{有效光}}$$

在消费者层次，它将如下式：

$$\frac{\text{吸收(同化)的食物}}{\text{摄取的食物}}$$

第二种指标是生态效率：

$$\frac{\text{传递到} n+1 \text{营养层次的能量}}{\text{在} n \text{营养层次上摄取的能量}}$$

其他效率包括如下：

生态生长效率

$$\frac{\text{净生产量}}{\text{摄食量}}$$

组织生长效率

$$\frac{\text{净生产量}}{\text{同化量}}$$

营养层次间生产效率

$$\frac{\text{在} n \text{营养层次上的同化量}}{\text{在较低的} n-1 \text{营养层次上的净生产量}}$$

这些效率随物种、群体和营养层次而不同。较大的动物的生长效率似乎比较小的动物小，而较年幼的动物则比较老的动物大。同化效率看来在食肉动物中比在食草动物中高，这是因为食肉动物的食物和它们本身的化学成分很相近。与此同时，呼吸量占摄食量和同化量的比重，在较高的营养层次上也有所增加。结果，净生产率和生产量占摄食量的比例在食肉动物层次上下降。虽然这种比率可能有很大的变化，但在一个营养层次和另一个营养层次之间的同化比率大约是10%，而一个营养层次上的净生产率与前一个营养层次上的净生产率相比几乎是不变的。

群落的能量收支

由于能量流动包括输入和输出两方面，因此，生态系统的效率和生产量可以通过测定通过不同营养层次进入群落的能量和离开群落的能量来估算。这种估算可以得出净生态系统的生产量（或经常称之为净群落生产量），它可用下列公式表示：

$$\text{净生态系统生产量(生物量的积累)} = \text{总第一性}$$

$$\text{生产量} - \text{植物呼吸} - \text{动物呼吸} - \text{分解者呼吸}$$

用借方和贷方的方式可以列出群落的能量流动和生产量的收支平衡表(见表3-2)，

表3-2 自养和异养群落的群落能量收支平衡表

自养群落：盐沼¹⁾

作为光输入	600,000千卡/(米 ² ·年)
在光合作用中的损耗	563,620或93.9%
总生产量	36,380或光的6.1%
生产者的呼吸作用	28,175或总生产量的77%
净生产量	8,205千卡/(米 ² ·年)
细菌的呼吸作用	3,890或净生产量的47%
一级消费者的呼吸作用	596或净生产量的7%
二级消费者的呼吸作用	48或净生产量的0.6%
消费者消耗的总能量	4,534或净生产量的55%
输出	3,671或净生产量的45%

异养群落：温带冷泉²⁾

有机碎屑	2,350千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的76.1%
总光合生产量	710千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的23.0%
毛翅目幼虫的迁入	18千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的0.6%
现存量的减少	8千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的0.3%
消耗于发热的总能量	2,185千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的71%
沉积作用	868千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的28%
昆虫成虫的迁出	33千卡/(米 ² ·年) 或有效能量的1%

1) Teal, 1962; 2) Teal, 1957.

几乎没有什么群落得到非常充分的研究，所以还不能进行这样一种广泛的叙述，但仍有一些群落是可以作这种描述的。一种是盐沼，即一种自养群落 (Teal, 1962)，另一种是冷泉 (Cold Spring)，即一种异养群落 (Teal, 1957)，因为后者主要的能量来源是落入水中的植物性物质。

在冷泉群落由生物传递的能量中，有76%是作为陆生植物的叶、果实和枝干而进入的。光合作用占23%，1%来自迁入进来的毛翅目昆虫的幼虫。在这总输入的能量中，71%以热的形式被消耗掉，1%由于成年昆虫迁出而损失掉，28%贮存在群落中。在盐沼群落中，生产者本身就是非常重要的消费者，因为植物的呼吸作用就消耗掉总生产量

的70%，这是一个非常高的数字(例如，苏格兰松在呼吸作用中仅消耗掉10%左右)。仅次于植物的是细菌，细菌在呼吸作用中所消耗的能量只有生产者所消耗的能量的1/7。一级和二级消费者居第三位，它们消耗于呼吸作用的能量只有细菌的1/7。

不管能量收支表如何，这些例子指出，我们关于能量流过生态系统这方面的知识是多么的不完全和零乱。为了了解能量流过生态系统的一些情况，我们必须知道能量流过生态系统内的种群的一些情况，然后把这种知识同能量从一个营养层次流到另一个营养层次联系起来。模型的缺点就在这里。目前的几个生态系统的能量收支是部分建立在假设的基础上，而不是建立在能量流动的已知数值的基础上。能量流过任何种群的情况知道得太少，就不可能对能量流过一个生态系统得出明确的概念。我们掌握的关于能量流过任何种群的知识常常是不可靠的。如果准备利用这种知识，那么人们就必须假定通过一个种群的能量是不变的，如果有变动的话，至少也是可以预测的。但由于能量通过种群的流动根据生态条件的不同而发生变化，所以它也许是不可预测的。例如，鲑鱼的生长和能量贮存与它们的食物的大小有关(Paloheimo和Dickie, 1970)。当颗粒食物较小时，鱼就要耗费较多的能量用于觅食，而只有小部分能量用于生长。温度变化影响食物同化的速度，水中的含盐量和含氮废弃物的变化对能量周转和利用效率均有影响。在任何生态系统中，动物种群可能对植物固定能量的速度具有显著的影响。在牧场和森林生态系统中，过度放牧和过度啃牧都会减少初级生产量。无论是人还是食肉动物，过度地捕食一种动物都会影响次级生产量。土壤或植物的营养成分能限制初级生产和次级生产过程中能量的固定和贮存。例如，土壤中缺乏硼会严重抑制紫花苜蓿的生长；土壤和植物养分贫乏也会影响动物的生产量。我们对营养效率缺乏足够详尽的研究，所以不能对生态系统结构进行明确的描述。但是能量流动的概念做为未来研究工作的指南和做为了解现代人类及其周围环境的某些相互关系和相互作用的基础是有价值的。

人 和 食 物 链

在人类的整个历史上，人们改变了他们与食物链的关系。人类在地球上已经生活了二百万年，其中99%以上人类是作为一个猎手和采集者而生存的。因而人是在其间生活的自然生态系统的一部分。人的能量输入主要是由猎取猎物和采集种子和果实所需的肌肉能量组成的。大约在一万年以前人类就开始使食物链和能量资源适合自己的需要。在世界的某些地区，特别是在西亚和墨西哥，狩猎手和采集者发现了种植植物的方法，这些植物的种子和块根是他们以前采集来的。由此产生了诸如小麦和玉米一类的粮食作物和诸如山芋和木薯一类的块根作物的种植。

早期农业是多种栽培的。这时人类是巧妙地运用了自然生态系统而不是改变了自然生态系统。为了得到较高的作物产量，人类必须增加能量的输入。他们终于驯养了一些牲畜，利用牛和马做为动力的来源，并且发展了水利技术以补充自然降雨量。

在工业革命以后，人类使用新技术来增加粮食产量。用单种栽培(即一块田地种植一种作物)来代替多种栽培。诸如犁、中耕机、割草机、收割机以及拖拉机这类的设备代替了人的大部分农业劳动，但这需要较大的能量输入，先是从牲畜那里得到这种能量，后来又从矿物燃料那里得到这种能量。现代工业化农业的特征是需要大量的矿物燃料

能。1963年美国农业每252卡（1 Btu*）的农业产量需要2,772卡（0.011Btu）人的劳动能量和287卡（1.14Btu）矿物燃料能。在原始社会，输入的人的劳动量是上述能量的六倍。因而，工业化农业是通过用矿物燃料能代替人的劳动能量的办法来达到高的生产能力的。结果用在粮食生产及其分配上的能量比从粮食本身得到的能量多。例如，Eric Hirst(1974)计算出1963年为生产粮食而消耗的总能量每人为8.17百万千瓦（32.4百万Btu）。而以每人每天需要3,000卡热量计算，每人每年只需要1,095千卡的热量。

高产农业的发展主要是西方世界的一个成就。包括机械化、施肥、虫害防治以及发展小麦、玉米、水稻的高产杂交品种的工艺农业正被传入欠发达国家以增加它们的食物能量基础。虽然这种绿色革命正在改善食物供应，但它也引起了许多社会上、经济上和政治上的问题。

农业的发展把人类从动物性食物带到植物性食物。如今，全球人类食物能量供应的80%来自植物，主要是水稻、小麦和玉米。总的说来，人类生活在一级营养层次上，然而，动物蛋白的来源也是必需的，动物蛋白在全世界是供应不足的。很多人指望海洋能成为蛋白质的来源，但海洋决不可能成为主要的食物来源，因为它仅有有限的潜力。今后，人类必须依靠陆地上的农业做为他们食物的来源。为此他们必须从未被利用的野生植物培育成新的食用植物（见R.L.Smith, 1976）。

摘要

生态系统一个基本的功能特征就是能量的流动。太阳能被生态系统中的自养生物（即绿色植物）固定下来，成为第一性生产量。这种能量对生态系统中的异养生物是可利用的，其中食草动物是一级消费者。而食草动物又是食肉动物的食物来源。在食物链的每个链环上或在能量的传递过程中，都有大量的热能以热的形式丢失掉，直到最后的链环可利用的能量剩下很少，仅依靠它只能维持很少数的生物。处于食物链上高层次的动物经常利用包括植物在内的几种能源。因此，就它们的摄食习性来说是杂食动物。所有的食物链最终都是以分解者结束，主要的分解者是把动、植物的残留物分解成简单物质的生物。能量在生态系统中的流动有两条路线：一条是通过牧食食物链，另一条是通过碎屑食物链，在碎屑食物链中，大量的生产量以死的有机物形式被分解者所利用。

能量在各个传递过程中的损耗限制了食物链中的营养层次或环节的数目，使之只有四个或五个层次或环节，在每个营养层次上生物量通常是下降的；因此，如果把每个连续的营养层次上的生物个体的总重标绘成图，那么就形成一个顶端逐渐变小的金字塔。可是，在某些水生生态系统中，由于小的水生生产者**的快速周转，生物量金字塔可能被倒转过来。但在任一情况下，从一个营养层次到另一个营养层次，能量都会减少并成为金字塔形。

无论在自然群落的营养层次内或两个层次之间，还是在生物种群之内或种群之间，或在生物个体之间，能量流动的比率就是生态效率。任何数量的比率都是能够测定的。其中最有用的比率是同化效率、生长效率和利用效率。

虽然，关于生态系统中能量流动的知识是不完全的和很难得到的，但是能量流动的概念对于研究和了解生态系统的作用以及人与周围环境之间的关系都是一个有价值的指南。

〔范淑琴译 孙儒泳校〕

* Btu为英国的热量单位，是British thermal unit的缩写。1 Btu等于252卡。——译者注

** 原文为消费者，似为生产者之误。——译者注

第四章 生物地球化学循环

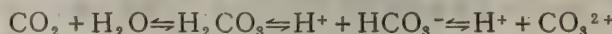
生态系统中必须具有物质循环和能量流动，生物界才得以生存。这两种因素影响着生物的分布密度、代谢速率和群落的复杂性。能量和物质彼此不可分，它们以有机质的形态一起通过生物群落。能量的单方向流动为物质的连续循环提供能量，从而保持着生态系统的正常运行。

生态系统中主要的养分

生物体的生长、发育至少需要30—40种元素。其中最主要的是碳、氢、氧、磷、钾、氮、硫、钙、铁、镁、硼、锌、氯、钼、钴、碘和氟。

地球上21%的大气是由光合作用的副产品——分子氧(O_2)组成。氧的三个主要贮库是二氧化碳、水和分子氧。它们彼此之间能互换原子。氧的其他来源有硝酸根和硫酸根离子，它们分解释放的氧可供许多生物体利用。

碳是所有有机化合物的基本组成成分。在生态系统中，它以二氧化碳、碳酸盐、矿物燃料和生物体的组成成分等形式存在。与氧不同，二氧化碳只占空气的0.03%，在地球上似乎是有限的。植物生理学家证明：如果空气中的二氧化碳增加10%，那么光合作用可提高5—8%（见Bonner, 1962）。因为天然水中二氧化碳是以游离态和化合态形式存在，所以其数量极易变动。水介质和土壤的pH值对上述两种状态的二氧化碳的比率有明显的影响。二氧化碳与水化合形成弱碳酸(H_2CO_3)，它离解为：



溶解在溶液中的二氧化碳和碳酸形成游离的二氧化碳；而碳酸氢根(HCO_3^-)和碳酸根离子(CO_3^{2+})却是结合态的。在土壤和水中，碳酸氢根和碳酸根离子的存在有助于提高介质的缓冲能力并维持一定的pH值。在生态系统中，这是很重要的，因为对植物来说，提高土壤的pH值就降低了大多数养分的有效性。在一天里二氧化碳的数量不断地变动。而且，在某种意义上说，其变化与氧的变量正相反。中午，二氧化碳的浓度最低，午夜，由于只进行呼吸作用，所以最高。

氮〔以分子氮(N_2)计算〕占空气的78%，但大多数植物只能利用固定形式的氮，如亚硝酸盐和硝酸盐（固氮菌和蓝藻例外）。土壤中的氮大部分存在于有机质中。从土壤中淋溶出来的并由排出的水所携带的硝酸盐，是水生群落的氮的重要来源。

氧、碳和氮被看作能量元素，其需要量较大。其他元素和化合物称之为大量元素和微量元素，其需要量较小。大量元素包括钙、镁、磷、钾、硫、钠和氯。微量元素需要量极少，它们包括铜、锌、硼、锰、钼、钴、钒和铁。一些微量元素对所有生物都是必不可缺的；而另一些似乎只有动物才是必需的。植物和动物缺乏微量元素时就如同它们缺乏氮、钙或其他任何重要元素一样，生长发育会受到影响。

所有必需的养分和许多其他元素，包括一些诸如烃类氯化物等人工合成的物质，在生态系统中以循环的方式，从非生物体流入到生物体内，然后又返回到非生物体中，这就是生物地球化学循环（biogeochemical cycle）（bio指生物；geo指水、岩石和土壤；chemical指化学过程）。有些物质几乎同它们被转移时一样快地又返回到附近环境中；有一些被贮存在短期的营养库内，如动、植物体或土壤以及湖泊、池塘的沉积物中；有一些则可能形成某种化合物而被固定下来，或者深深地被埋藏在地壳里的长期养分贮库中，直至它们被释放出来并形成生物体可利用的形态时为止。在可利用与较难利用的物质之间存在着缓慢而稳定的交换。

在全部的养分循环中，绿色植物、腐解生物、空气和水起着重要的作用。绿色植物使养分变成对生物体有用的化合物；腐解生物把这些化合物又重新变成单纯的元素；空气和水则在生态系统的生物和非生物成分之间运转养分。没有这些因素，就不可能有养分循环。

水 的 循 环

Leonardo da Vinci曾写到：“水是自然界的推动者。”尽管当时他具有洞察力，然而限于那个时代的科学水平，他不可能充分地了解他讲此话的含意。的确，没有水的循环，生物地球化学循环就不可能存在；生态系统也不可能起作用；生命不可能维持。水是媒介物，由于水的作用，物质在生态系统中永远处于循环状态。

水 的 分 布 状 况

尽管人们认为，水是一种局部现象，如河流或秋雨，然而正是它构成了分布于陆地、海洋和大气中的并由水分循环来统一的世界性的资源。它受太阳能、气流和海洋、热量交换以及陆地和海洋间的水平衡的影响。

海洋占地球表面的71%（见表4-1）。以平均深度为3.8公里计算，它占整个地球水分的93—97%（估计数）（Kalinin和Bykov, 1969）。这样，可供人们利用的淡水只相当于地球总水量的3%。地球上的淡水中，75%以冰川和冰原的形式被贮存起来。这些水若以全世界的河流目前的流速来计，足够其900年的流量。如果说海洋的水占全世界97%的话，那么其余大约占2%的水是以冰的形式存在。这样，世界上只有占世界总水量的不到1%才是可利用的淡水。淡水湖含有0.3%的淡水，在任何时候，河流和小溪只占总量的0.005%。土壤水分大致占0.3%。此外尚有极少的水分在生物体内。

比较稳定的是地下水，它占淡水的25%。地下水充满地球内部的孔隙和洞穴，就如同地面水充满地面的溶蚀坑和洼地一样。据粗略的估计，处于可更新的和循环的地下水有 7×10^6 立方公里（Nace, 1969），大致占淡水总量的11%。有一些地下水是长期“遗留”下来的，如沙漠地区的含水层，这种水已贮存几千年之久。目前为了灌溉和其他目的正大量地开采它。然而由于这种“遗留”水不能再补充，因此在不久的将来，这部分资源将被耗尽。大致占14%的地下水贮藏在地下1000米处，称为古水，它往往含盐并且不参与水分循环。

表4-1 世 界 上 的 水 资 源

资源	体积(W) (以千公里 ³ 计)	年损失率(Q)(以千公里 ³ 计) 和变化过程	循环周期 (T=W/Q)
地球上的总水量	1460,000	蒸发作用 520	2800年
海洋中的总水量	1370,000	蒸发作用 449 降水和蒸发之差 37	3100年 37000年
地壳内自由重力水			
(至5公里深)	60,000	地下径流 13	4600年
活动水交换层中的重力水	4,000	地下径流 13	300年
湖泊	750		
冰川和永久性积雪	29,000	径流 1.8	16000年
土壤和底土水	65	蒸发作用和地下径流 85	280天
大气含水	14	降水 520	9天
河水	1.2	径流 36.3 ^{a)}	

来源: G. P. Kalinin 和 V. D. Bykov, *Impact of Science on Society*, 19: 2 © Unesco 1969

注意: 平均误差大约为10—15%

a) 融化的两极冰川未计其内。

大气中有云层，并且明显地与水分循环紧密相关，它只含有淡水的0.035%。然而正是大气和它与陆地、海洋的联系才维持着地球上的水分循环。

水的循环过程

降水是水循环的推动力（见图4-1）。大气中的水气凝结成小水滴和冰晶，最后以某种降水的形式降落。当降水到达地面时，有些直接落到地上、有的落在植物上、有的落在地面的枯枝落叶上、有的落在城市的建筑物以及街道上。它们或许被储存起来，或许很快地流失或者渗入土壤。

由于阻截（这种阻截可能是相当重要的），所以有不同数量的水不能到达地面，而是被蒸发到大气中。在城市，大部分雨降落在不透水的屋顶和人行道上。因此，水流人水沟和排水渠，很快就汇入河流。

到达土壤的雨水渗入土中，其渗透率决定于土壤性质、坡度、植被类型和降水本身的特点。通常降雨强度越大，渗透速度也越大。直到土壤饱和为止，土壤的渗入量是由土壤孔隙度决定的。

在长期潮湿、闷热以及大暴雨期间，土壤被水饱和；在急剧的降雨或迅速溶雪时，都可超过土壤的渗透能力。在这种情况下，水成为地表径流。在适当的地方，它们汇集到洼地和小河中，这样便由坡面径流变成河床径流。这种过程，即使在城市的街道上当水漫过人行道流进路边的小沟时也可看到。此时，影响土壤侵蚀的径流量决定于地面坡度、土壤质地、土壤水分状况、植被的状态与类型。

在未受干扰的森林中，渗透率通常比降雨强度大并且不会产生地表径流。在城区，

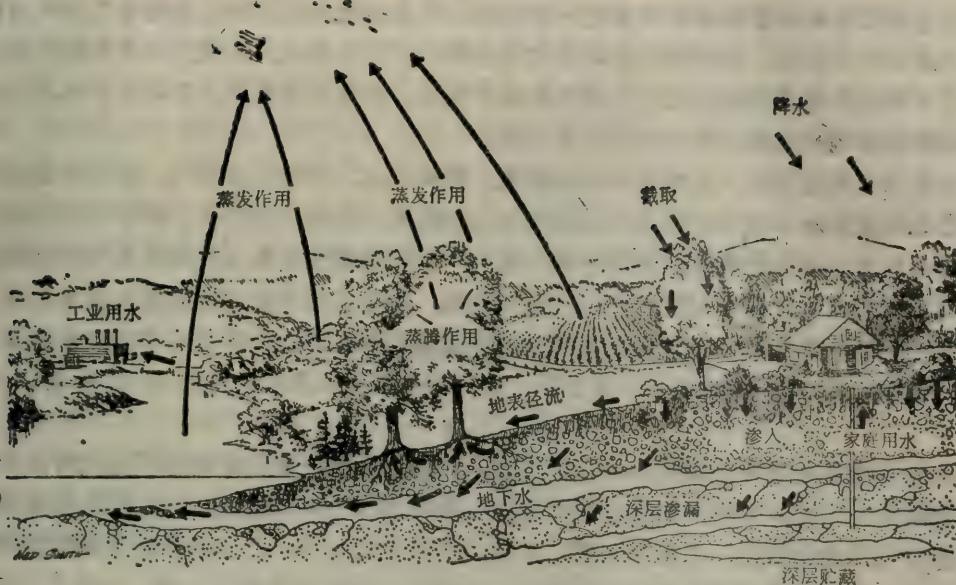


图 4-1 水的循环。图中展示水通过生态系统的主要途径

渗透率由零到超过降雨强度变化幅度不等，一般讲，在土壤疏松地区渗透率超过降雨强度。由于城区的渗透率低，因此从那儿流掉的雨水可达降雨量的85% (Lull和Sopper, 1969)。

进入土壤中的水将渗到不透水的粘土层和岩石层，在那儿集聚成地下水。由此，水沿其通道流入水泉、河流最终汇入江、海。有大量的这种水用于家庭和工业，此后通过流入江河或进入大气而重新参与水的循环。

土壤中保持着一部分水。在土壤颗粒之间，由毛管力所吸持的那部分叫毛管水，另一部分像薄膜似的吸附于土壤颗粒表面，这是吸湿水，这部分水植物不能利用。排出重力水后，土壤以相当于 $1/3$ 大气压的吸力所吸持的最大含水量称为田间持水量，它随土壤质地的不同而有很大的变化。多孔的砂质土，田间持水量低；细质地的粘土和腐殖土，田间持水量则高。

和江、湖、海表层水一样，留在地面和植被表面上的水都在不断地蒸发。蒸发是一种跑掉的水分子多于进入的水分子的过程。水返回大气的速度是受大气中的蒸气压的大小所控制。

当表层土干燥时，蒸发作用停止，这是因为干的土层阻碍土壤水分的通过。此时，土壤失去的水分主要通过植物叶片。植物通过根系吸收水分，又通过叶片将它散失到外界。只要有足够可利用的水，叶子就保持其膨胀状态，并且气孔的开放度达到最大，这就使得二氧化碳容易进入，与此同时也使大量水分散失掉。只要土壤水分是根系能利用的话，这种水分散失将继续下去。

全 球 的 水 循 环

春雨所降下的水分在几星期前可能是墨西哥湾的一部分，在此之前这部分水或许已

在亚马逊河流域的热带雨林中停留过一段时间。局部的暴风雨只不过是地球周围气团移动及水循环的一部分，这种移动意味着地球表面的云层在变化。大气、海洋和陆地组成一个以太阳能作为动力的无比巨大的水的循环系统。在这个系统中，任何部分水的存在和运动势必影响到其他部分水的存在和运动。

在整个地球水系中，大气是个关键因素。任何时候，大气以水蒸气、云和冰晶的形式所含的水量都超不过10—11天降雨的水分。这样，水分的周转相当快。由于大气中水分的来源是陆地与海洋的蒸发，所以全球任何一个地方的蒸发量和大气中水蒸气的含量都不相同。由于太阳直接辐射所产生的大量反射热，因而使低纬度地区的蒸发量大大高于高纬度；海洋的蒸发量大于陆地。海洋占总蒸发量的85%，比由降雨中得到的水分要大得多（见图4-2）。而陆地的年蒸发量只占16%，陆地从降水中得到的水分要大得多。

大气中的水分随其环流而移动。事实上，几百米宽的气流好像是看不见的河流在地球上方漂流。只有其中的一部分在某个地方作为降水而下落。在赤道区域，信风带着充满水分的空气向赤道移动，在那里变暖。赤道上空热空气上升，冷却后水分便形成雨降下来。因此，赤道地带是降雨量最大的地区。在赤道上升的空气降落于南、北纬大约30°的两个广阔的亚热带地区。气流下降时变暖并从陆地和海洋获得水分。最大年蒸发量发

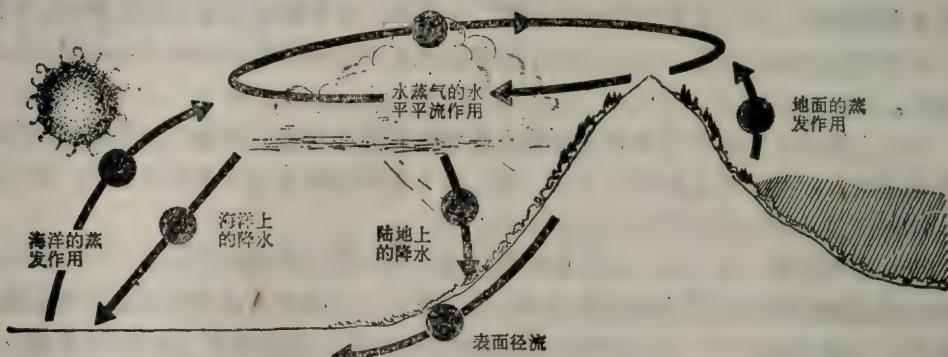


图4-2 全球的水平衡。把83.6cm的全球年平均降水量作为100个单位计算

生在北大西洋西部和北太平洋的亚热带地区或在墨西哥湾和黑潮区域。这些地方的北部是上升气流和低气压最多的地区，因此西海岸地区有着最大的降雨量。在高纬度地区空气再次在极地区下降并保持干燥。

蒸发后所剩余的那部分降水最后由河流带入海洋。河流是全球水的主要运输者，它运送的水比河床本身的容量多许多倍。由于河水流入海洋，因此使海洋蒸发所造成的亏缺趋于平衡。世界上16条主要河流每年排水量为13,600厘米，为全部河流排水量的45%。加上另外的50条大河，总排水量为17,600厘米，占排入海中总水量的60%。

蒸发、降雨、拦洪和输水维持着地球上水的稳定平衡。如果把降落在地球上的水用100个单位来表示的话（图4-2），那么，按平均数计算，由海洋蒸发84个单位，其中77个单位是从降雨中得到的；陆地上蒸发掉16个单位，而从降雨又获得23个单位。从陆地流向海洋的径流给海洋补充了7个单位，这使得由于海洋蒸发造成的亏缺得到了平衡。剩下的7个单位作为大气水分进行着循环。

全球的水循环亦影响着地球的热量交换。正如已料到的，最高的热量交换是在低纬

度，最低的热量交换在两极地区；在纬度 $38\text{--}39^{\circ}$ 地带，冷热间的交换处于均衡状态。高纬度的极度寒冷被来自南、北方的具有湿热和潜热的热空气和暖洋流所阻拦。

从全球来看，水循环使地球的自然环境和地理环境间的密切关系显得更突出。因此，常常被认为是局部问题的水，实际上是全球性的问题，并且水的局部的管理计划往往会影响到整个地球。问题的产生不是因为地球上的水分不足，而是因为分配不合理，特别是在人口密集的地方。由于人类极力介入水的循环，以致造成自然界可利用的水资源减少并且质量变坏。自然界的水循环弥补不了人类对水资源的破坏。

生物地球化学循环的类型

生物地球化学循环有两种类型，一种是气体循环，一种是沉积旋回。在气体循环中，养分的主要贮库是大气和海洋；在沉积旋回中，主要的贮库是土壤和沉积物以及地壳上的其他岩石。二者都包括生物的和非生物的因素，都靠能量流动推动并且都紧紧地依赖于水的循环。

气 体 循 环

气体循环同大气和海洋紧密地联系着，显然，它们是全球性的并包括我们所知道的：氧、二氧化碳和氮这些化合物（或物质）的循环。

氧的循环

由光合作用所产生的氧参与碳水化合物的氧化作用，同时放出能量、二氧化碳和水。在生物氧化中，它的主要作用是氢的受体。有机物的分解主要通过脱氢作用。氢在一系列酶促反应中被传递给氧而形成水。

氧的化学性质非常活泼，它能与地壳中的许多化学元素结合并能与有机化合物和还原性物质自发地起反应。

大气是维持生命活动的游离氧的主要供给者。大气中氧的重要来源有两个，一个是水蒸气的光解离作用。在此过程中，大量被释放出来的氢逃逸到外层空间。如果氢没有逸出，则它将被氧化并同氧重新结合；另一个来源是光合作用，只是在地球有生命之后才有光合作用。因为光合作用和呼吸作用是包括释放氧和利用氧的循环过程，二者几乎趋于平衡，所以大气中不会积累更多的氧。在地球历史上的某个年代，进入大气中的氧的数量超过了有机物腐烂和沉积岩氧化所消耗的量。这多出的部分相当于没有氧化的光合作用产物——沉积岩中的煤、石油、天然气和有机碳——中所含有的氧，这些以前曾存于大气并被有效地利用过的氧有 150×10^{20} g，超过目前大气中的含氧量 10×10^{20} g的十倍以上。主要的非生物氧库是分子氧、水和二氧化碳。在光合作用和其他的氧化—还原反应中，它们彼此紧密地联系并交换氧。氧也可以通过生物进行交换，例如，像硝酸盐和硫酸盐这样的化合物亦可为生物利用并还原成氨（ NH_3 ）和硫化氢（ H_2S ）。

乍看起来，氧的循环非常简单，但由于氧非常活泼，所以它的循环又是异常的复杂。当其构成二氧化碳时，它能自由地传遍整个生物界。一些二氧化碳与钙结合成碳酸

钙，氧同氮化合物化合成硝酸盐；同铁化合成氧化铁；同许多其他的无机物化合成各种各样的氧化物。在这些情况下，氧暂时停止循环。在光合作用中，游离的氧是从水分子分解出来的，然后通过动、植物的呼吸，它又重新形成水。高空对流层大气中的一部分氧由于受到高能紫外线的辐射被还原成臭氧 (O_3)。

碳的循环

因为碳是一切有机化合物的基本成分，是参与光合作用固定能量的主要元素。碳同能量流动关系非常密切，二者密不可分。事实上，测量生产力通常用每年每平方米所固定的碳的克数来表示。在生物体和化石沉积物中，所固定的碳都是来自空气和水中的二氧化碳。沿着二氧化碳在生态系统中的循环可绘制出光合作用和能量流动图（见第三章）。

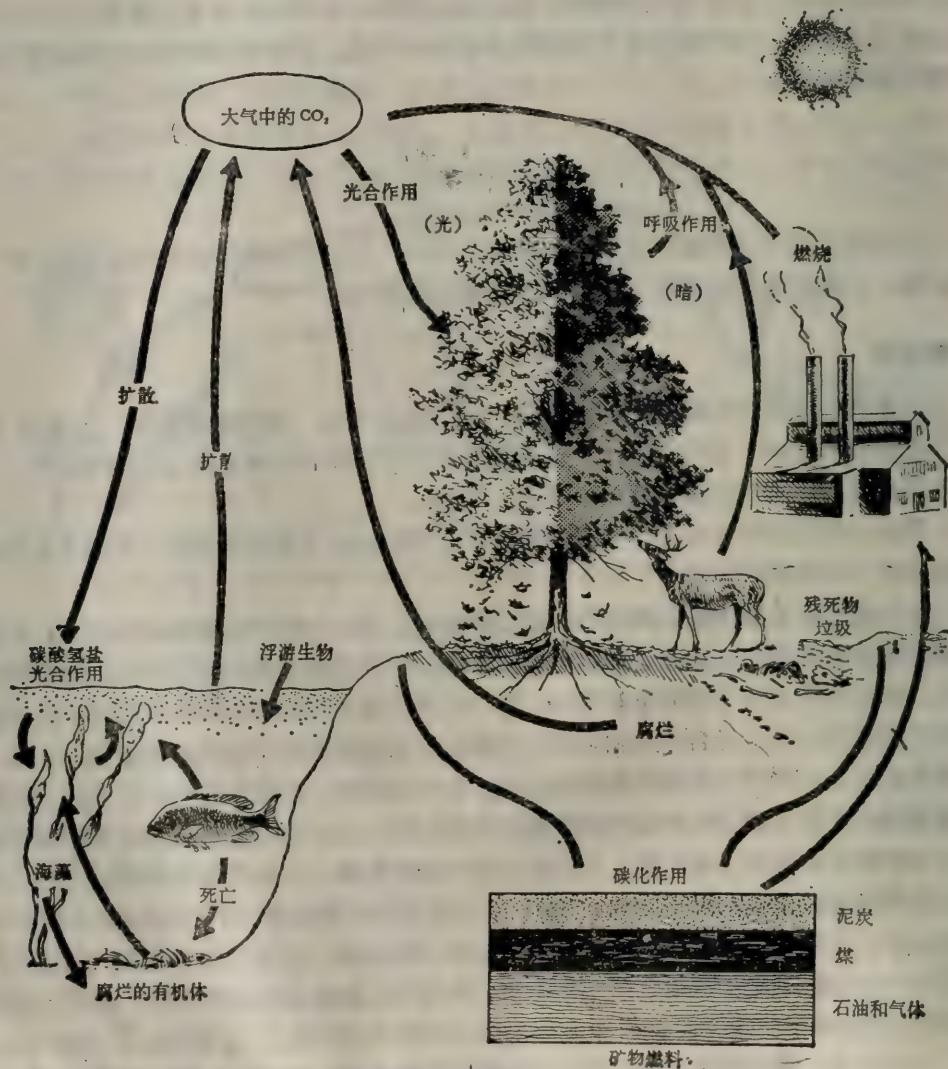


图 4-3 生态系统中的碳循环

一旦植物产生多糖就由葡萄糖合成脂肪并贮藏在组织中，这些物质被食草动物利用并被消化和合成为其他物质（见图 4-3），食肉动物以食草动物为食物，碳化合物再次被消化并合成其他形式的化合物。某些碳被这些生物直接转化，因为二氧化碳是动、植物呼吸作用的副产品；有一些碳进入陆生动物的骨骼和无脊椎动物特别是许多海洋生物如有孔虫的外骨骼中。

动物排泄物和动、植物原生质中的碳由于受各式各样生物的分解，最后被释放出来。释放速率取决于周围环境条件，如土壤湿度、温度和降水量。在热带森林中，大多数植物残留物中的碳迅速地被重新循环，所以土壤中很少有碳积累。热带森林上空大气中碳的周转速率大约是0.8年（Leith, 1963）。在较干燥的地区如草原，相当多的碳积存在腐殖质中；在沼泽地区，死的物体落入水中，有机碳并非完全被矿化，而是以粗腐殖质或泥炭的形式贮存起来并且慢慢地循环。泥炭沼泽地上空的大气碳的周转速率大约3—5年（Leith, 1963）。

在淡水和海洋环境中，也有着类似的循环。浮游植物利用扩散到上层水域的或以碳酸盐形式存在的二氧化碳，并把它转化为碳水化合物。以这些碳水化合物通过水生食物链。由呼吸作用释放的二氧化碳被浮游植物利用于产生更多的碳水化合物。在适当的条件下，一部分重新进入大气；大部分则以碳酸盐形式存在于贝壳、蜗牛和有孔虫体中，当这些有机体死后，便被埋藏在不同深度的水底淤泥里。从此脱离了生物的作用，停止循环，与水底的沉积物混为一体。通过漫长的地质年代，这些碳又可能以石灰岩或珊瑚礁的形式露出地表。其他的有机碳估计以 $10-13$ 克/（米²·年）的速度慢慢地作为气体、石油和煤碳储存起来。

以上氧化碳形式进行的碳循环包括下述过程：植物的呼吸作用和同化作用；动物对动、植物组织的消化作用并通过呼吸释放出来；枯枝落叶和木材的矿化作用；土壤的呼吸作用；未收割的作物中碳的累积以及长期储存在腐殖质和泥炭等沉积物中（见图 4-4）

昼夜和季节性二氧化碳循环方式。假如你在夏天测定森林上空和内部的二氧化碳浓度时，那么你将会看到，正如Woodwell 和 Dykeman (1966) 测定的结果一样，二氧化碳整天都在变动。黎明，进行光合作用时，植物开始从空气中吸收二氧化碳，因此其浓度很快下降。下午，当温度上升、湿度减小时，植物的呼吸速率增强，二氧化碳的同化速率减弱，空气中的二氧化碳浓度增高。随着太阳下山，光合作用停止，空气中的二氧化碳不再被吸收，因此空气中的二氧化碳浓度迅速增加。在水生生态系统中，也发生类似的昼夜变化。

同样，二氧化碳的产生和利用也有季节性的变化，它与温度、休眠及生长季有关。春天，当大地绿油油以及浮游植物正迅速生长时，二氧化碳的日产量很高。通过测量可知：在春天和夏天，夜间二氧化碳的累积速率比同温下冬季的速率高2—3倍。从低到高速率的变化大概在萌芽时显著地增强；在秋天，当落叶树的叶子开始脱落时又迅速地下降。

全球性的二氧化碳循环。像水一样，地球上碳的积存同大气、陆地、海洋和气团流动紧密联系着。正像地球上绝大多数的水在海洋中一样，地球上的碳大约99.9%在陆地上。地壳里碳的贮存量总计约 2.7×10^{16} 公吨，大部分以碳酸盐的形式存在，只有相当小的一部分以碳氢化合物和碳水化合物的形式存在。海洋含有0.1%的二氧化碳；空气

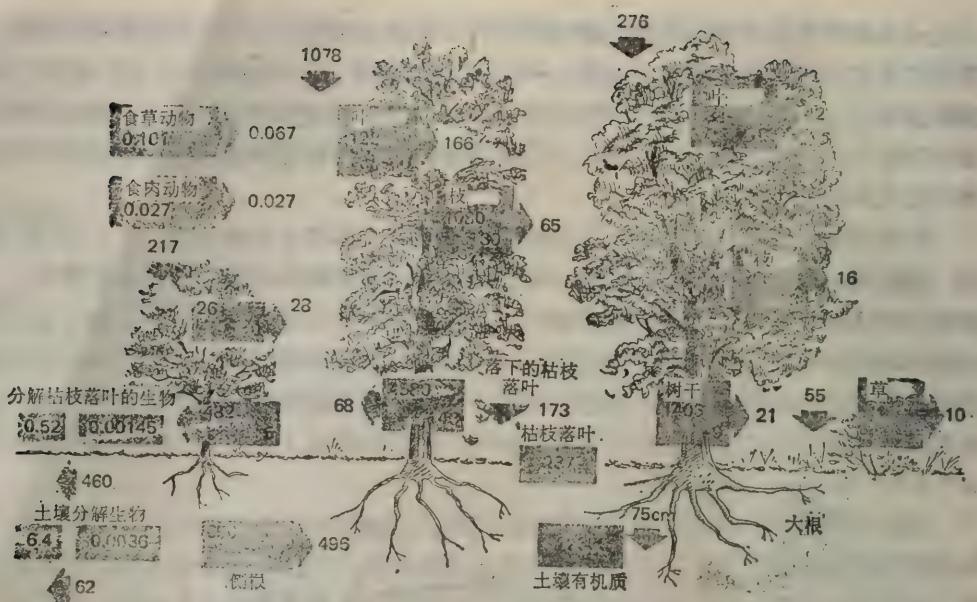


图 4-4 在美国田纳西州橡树岭湿润的阔叶林生态系统中碳的循环。从左至右：代表下层林木；以白杨（tulip poplar）为主的林木和其他的上层林木。生态系统的结构成分及其主要流通量用方格表示。垂直箭头代表光合固定；侧向箭头代表呼吸亏损。测量单位为每平方米碳的克数。对于方格中的增量和流量分别以每年每平方米碳的克数表示。

含 0.0026% 的二氧化碳。正像水的循环一样，在陆地和海洋之间的碳循环中，空气是主要的连接途径。

海洋中的碳循环几乎是个封闭系统，但是，二氧化碳通过空气和水交界处的转移却把大气和海洋连接起来。生长植物的地区与大气之间碳的交换几乎是平衡的。陆生植物的光合作用每年大约吸收 1.5×10^{10} 吨的碳。植物腐烂后又释放 1.7×10^{10} 吨到大气中（见表 4-2）。森林是碳的主要消耗者，每年大约固定 36×10^9 吨，为所有其他类型的陆地植被固定碳总和的两倍（Olson, 1970）。森林亦是活动碳库最主要的贮藏者。大致含有 482×10^9 吨，相当于地球上大气中碳总量（估计为 640×10^9 吨）的 $2/3$ 。

由于人类的活动，使二氧化碳急速地进入空气，从而打乱了陆地、海洋和空气之间二氧化碳的相互平衡。一百年以来，大气中的二氧化碳从 290 ppm 增至 320 ppm ，大部分是在近十年间增加的。年输入量约为 200 亿吨。大气中二氧化碳每年增加 7.5×10^9 吨。因为这个数量只是年输入量的 $1/3$ ，所以几乎有 $2/3$ 进入海洋或用于陆生植物的生长。随着二氧化碳浓度的增高，植物的生长亦加速。

氮的循环

氮是蛋白质的基本成分，而蛋白质却是一切生物的结构物质。氮又是大气中的主要成分（占 79%）。然而奇怪的是，气态氮 (N_2) 尽管相当丰富，但却不能为大多数生物所利用。它必须在转换成某种可利用的化学形态之后才能被利用。这种转换成可利用形态的过程是氮循环的主要部分。

必须把游离的分子氮固定下来才能被利用。固定方式有二：第一种方式是通过诸如宇宙辐射、陨石踪迹和闪电释放出高的能量，使氮与氧和水中的氢结合产生氨和硝酸盐。

表4-2 大气中二氧化碳平衡的估算 (1970)

	交 换 量 (单位为 10^{10} 吨/年)	
	碳	二氧化碳
由以下各类输入到大气		
热带海洋	4.0	14.8
植物腐烂	1.7	6.3
人类活动 (燃料燃烧)	0.54	2.0
火山活动	0.01	0.05
总 计	6.25	23.1
由大气输入到:		
北部海	1.6	6.0
南部海	2.6	9.6
北极区冻土带	0.5	1.8
其他植物	1.35	5.0
总 计	6.05	22.4
人类活动输入大气		
空 气	0.2	0.75
生物圈 (土地) 杂物	0.02	0.07
森林土壤和沉积泥炭	0.1	0
海 洋	0.22	0.8
总 计	0.54	2.00

来源: A. Wait.

并通过降雨带至地面。Eriksson (1952) 估计以这种方式带到地面的氮每年有近于8.9公斤/公顷，其中大约2/3是氨、1/3是硝酸 (H_2NO_3)。

第二种方式是生物固氮，总计可达100—200公斤氮/公顷，或者大约占每年供给陆地的固定氮素的90%。这种固氮作用是由具根瘤的豆科植物和非豆科植物共生的根瘤菌、游离生活的好气细菌和蓝藻来完成的。在农业生态系统中，约200种具根瘤的豆科植物有明显的固氮作用；在非农业生态系统中，约有12000种植物——从游离生活的细菌、蓝藻到具根瘤的植物皆有固氮作用。

游离生活的土壤细菌也有固氮作用。在已知的15个属的土壤细菌中，最主要的是好氧的固氮菌 (*Azotobacter*) 和厌氧的梭菌 (*Clostridium*) (见Mishustin和Shilnikova, 1969)。

蓝藻是另一种类型的非共生固氮者，在所知的40个种中，大多数属于念珠藻属 (*Nostoc*) 和眉藻属 (*Calothrix*)，在土壤中和水边栖息地均可发现。

近来发现某些地衣，胶衣 (*Collema tunaefome*) 和地卷 (*Peltigera rufescens*)

也和固氮作用有关 (Henriksson, 1971)。在有固氮能力的地衣的藻类成分中有能固氮的蓝藻。

有机物是氮的另一来源。动物排泄物通过分解作用向生态系统释放出硝酸盐和氨。所有这些含氮的产物都进入氮循环的其他环节：硝化作用、反硝化作用和氨化作用等过程。

在氨化作用中，氨基酸由于受到分解生物的分解而释放出能量。这是一种反应方式。铵或氨离子直接被植物根系吸收并合成氨基酸，之后通过食物链传下去。排泄物及死的动、植物组织由土壤和水中的异养细菌、真菌分解成氨基酸。

硝化作用是个生物过程，在此过程中，氨被氧化为硝酸盐和亚硝酸盐，同时产生能量。两种类型的微生物参与硝化作用。亚硝化细菌利用土壤中的氨作为它们唯一的能源，它能使氨氧化成亚硝酸根离子和水。

在能量释放反应中，亚硝酸根离子进一步被氧化成硝酸根离子。亚硝酸根离子中的能量被另外一类细菌（硝化杆菌 *Nitrabacter*）利用来将亚硝酸根离子氧化成硝酸盐。

硝酸盐是反硝化作用所必需的物质，在这过程中，硝态氮被反硝化细菌还原成气态氮，反硝化细菌主要是真菌和假单胞菌属 (*Pseudomonas*)。与硝化作用一样，反硝化作用只有在一定条件下才能发生，即有充分的有机物，氧供应不足，pH 6—7 和适宜的温度 (60°C)。

氮循环的基本和必要的过程可用简略的图解表示 (图4-5)。在自然条件下，氮来源于大气氮的固定、闪电所固定的并由雨水携带下来的无机氮和火山活动而固定的“岩浆”氮、植物和土壤从大气中吸收的氨以及风吹来的烟雾中所含的有机氮和无机氮。在陆地生态系统中，氮主要以氨和硝酸盐的形式存在 (取决于一些容易变化的条件)，这些氮被植物吸收并将其转化为氨基酸。氨基酸被其他生物摄取后又转化为不同类型的氨基酸。最后，它们的废物 (尿素和排泄物) 以及腐烂的死植物和动、植物组织又被细菌和真菌分解成氨。氨可作为气体散失到大气中，也可被硝化细菌作用或直接为植物吸收；硝酸盐可被植物利用或由微生物固定、贮藏在腐殖质中或被淋溶掉。这些物质被带至江、湖最后流入海洋，在水生生态系统中，它们是可利用的。氮在水生生态系统中以同样的方式进行循环，只是它缺少土壤腐殖质中所含的大量的氮。生活在水中的生物也提供有机质和死的有机体，这些物质被分解后释放出氨，最后形成硝酸盐。

在自然状态下，由于反硝化作用、挥发作用、淋溶、侵蚀、风吹烟雾和搬运作用等，使氮从生态系统中散失掉，但是又由于生物固氮作用和其他的氮素来源而使其保持平衡。陆地和水生生态系统在化学上和生物学上构成一个动态平衡系统，在这个系统中，一个环节的变化必定会影响到另一个环节。

人类的活动破坏了氮的循环，既打乱了氮循环的稳定状态，又使这个系统达到一个新的稳定状态。例如，草原的垦殖是土壤含氮量逐步下降的原因 (Jenny, 1933)。土壤的混合和破坏加速了分解作用，减少了新加进土壤的有机物。运走收获的作物又是有机质的一项损失。采伐树木不仅是由于运走木材而使森林系统损失大量的氮，而且还使硝酸盐从土壤中流失 (Bormann, Likens 等, 1968)。然而大量施用氮肥可增加耕地中的含氮量，但如果施肥不当，则大量硝态氮会流进地下水中。机动车和工厂排出的废气给大气增加了氧化亚氮 (一氧化二氮)，这些物质又由降水带入土壤和水中。施用氮

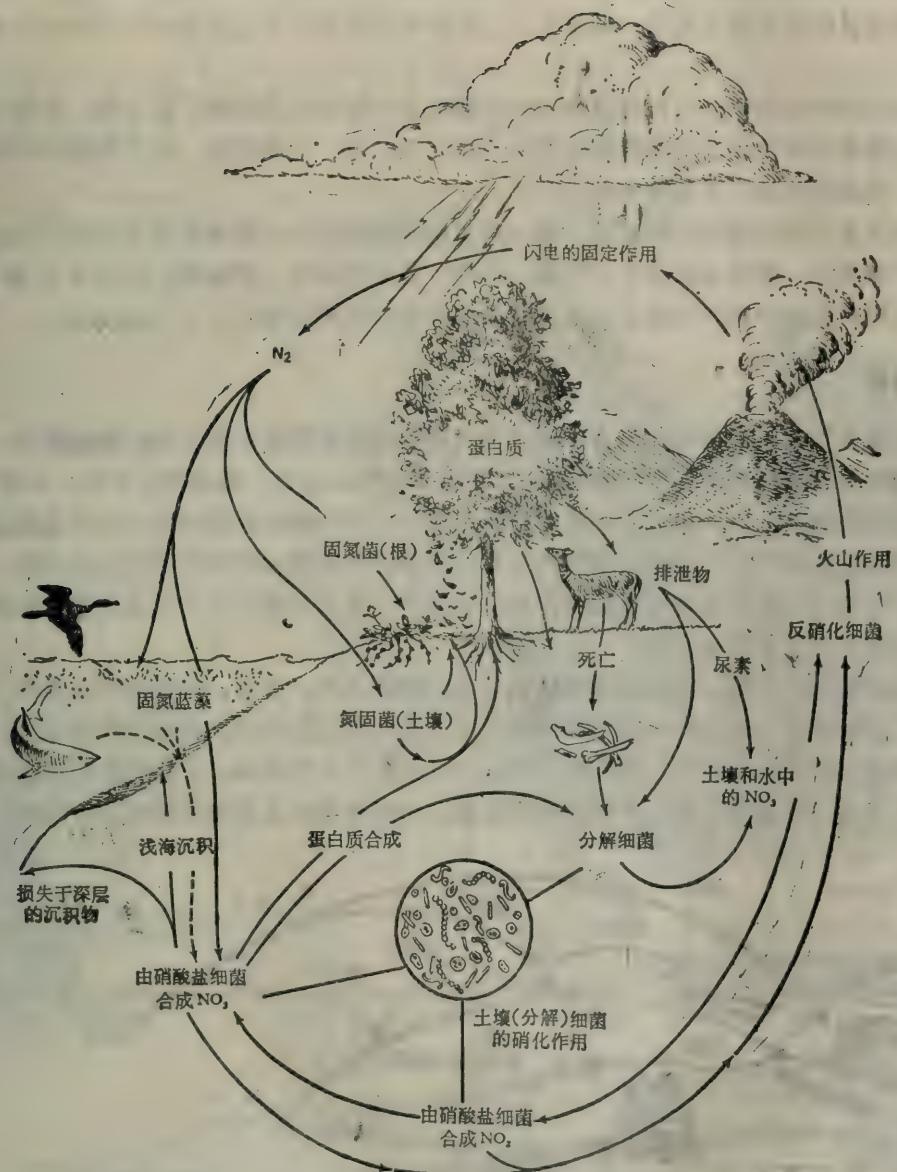


图4-5 生态系统中的氮循环

肥和大规模种植固氮豆科作物使输入自然循环中的氮的速率比全部反硝化作用的高。这种差别使土壤和地下水中的硝酸盐含量增加，也使河流、湖泊和河湾发生富营养化。

沉 积 旋 回

生物所需要的矿质元素最初来源于无机物。可利用的矿质元素以可溶性盐的形态存在于土壤水、湖泊、河流和海洋中。各种矿质元素的循环方式不尽相同，但基本上是两种，即盐溶液状态和岩石状态。矿质盐经过风化作用直接来自地壳，然后可溶性盐类进入

水分循环，随着水渗入土壤，经过江河、湖泊最后到达海洋并长期停留于此。另外一些盐类通过沉积作用进入地壳，变成盐层、泥沙和石灰岩，它们再经风化作用后又进入循环。

植物和许多动物从它们周围环境的矿质溶液中吸取所需要的矿质元素；而另外一些动物则靠食用植物和动物来摄取所需之大量矿质元素。生物死后，由于细菌的作用被腐烂，矿物质再次进入土壤和水中。

有许多不同类型的沉积旋回，有一些矿质元素例如硫，既是气体又是固体，它不仅贮存于地壳中，而且也贮存于大气中。另外一些矿质元素，例如磷，完全是沉积性元素，它们从岩石中释放出来又沉积在浅海和深海的沉积物中。

磷的循环

磷在大气中未被发现，没有一种已知的磷化合物有明显的蒸气压，磷只能随一部分水分循环途径从陆地到海洋（图4-6）。在原始自然状态下，磷的供应不足。只有在酸性溶液和还原条件下，磷才易于溶解；在土壤中，它以磷酸钙和磷酸铁的形式被固定下来。因此甚至施于大田中的过磷酸钙也可以迅速地转化成不可利用的无机化合物。在水生生物系统中，磷的这种自然限制作用由于在有大量富含磷的污水排入的水体中藻类的爆炸性增长而显得更加突出。

磷主要存在于岩石和天然磷酸盐矿床中，由于风化、淋溶、侵蚀作用以及用于农业的开采而被释放出来。有些则由陆地和水生生态系统中的植物、杂食动物以及寄生虫等，通过它们的排泄、死亡和分解作用而又返回到生态系统中。在陆地生态系统中，有机磷被细菌还原成无机磷，一些被植物摄取，一些被固定在不可利用的化合物中；还有

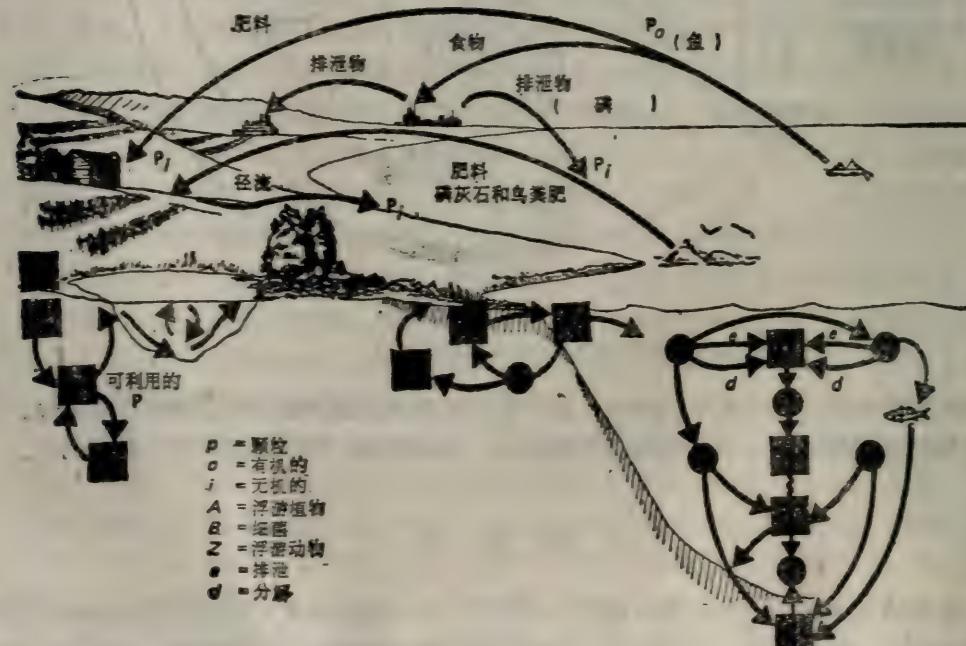


图4-6 水生和陆地生态系统中磷的循环

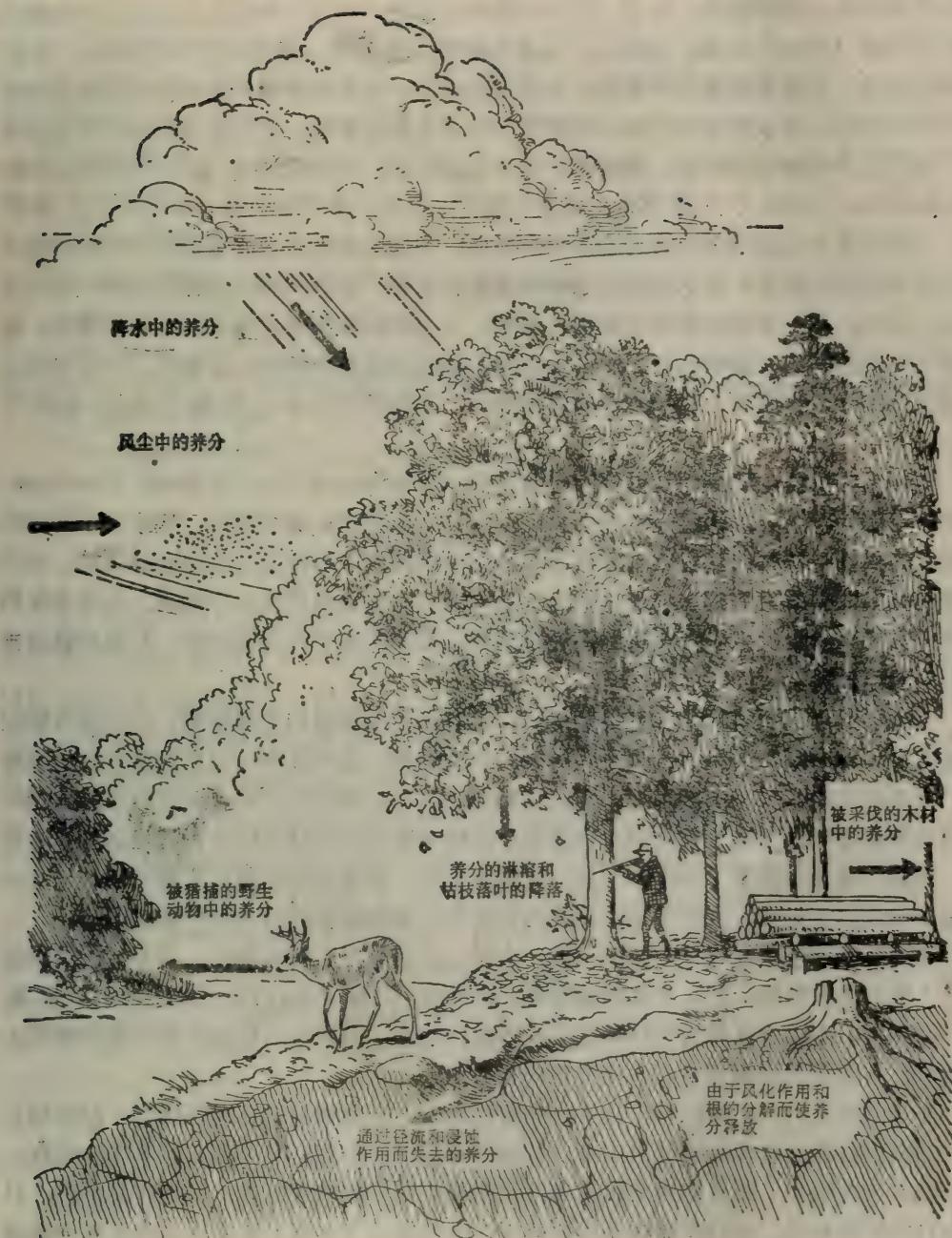


图4-7 森林生态系统中一般的养分循环，养分的输入包括降水、风尘、枯枝落叶以及通过风化作用与根的分解所释放出来的；养分的消耗包括采伐林木、猎捕野生动物，收获植物以及径流、侵蚀作用和淋溶

一些由于进入微生物体内而被固定。陆地生态系统中的一些磷以有机磷和粒状有机物的形式流入湖泊和海洋。

在海洋和淡水生态系统中，磷的循环分为三部分：粒状有机磷、溶解的有机磷和无机磷。无机磷能相当快地被各种类型的浮游植物吸收，然后这些浮游植物又被浮游动物

或食碎屑物的生物所摄取。随后，浮游动物能够排泄出相当于每天贮存在它的生物量中那么多的磷（Pomeroy等，1963），以维持磷的正常循环。浮游动物排泄的磷一半以上是无机磷，它被浮游植物所吸收。在某些情况下，这种排泄磷的80%就足以满足浮游植物群的需要。在水生生态系统中所剩余的磷是有机化合物，它可为细菌所利用而不能再产生那么多溶解的无机磷。细菌被食菌生物所消耗，然后它们排泄出所吸收的磷（Johannes，1968）。一部分磷在浅水中沉积；而另一部分磷在深水中沉积。在海洋中，一些深水中的磷可随上涌的水流再次循环，上涌水流把磷从黑暗的深水层带到能进行光合作用的水层中，在这水层中它被浮游植物吸收。植物体和动物体内的磷一部分在浅水中沉积，另一部分在深水中沉积。结果，上层水的磷被耗尽而深水却因磷饱和。由于磷主要是以钙的化合物沉淀。所以大部分长期被固定在海底的沉淀物中，一部分随上升水流涌到光合作用层的磷为浮游植物所利用，磷酸钙的不溶性限制了磷的可利用率。

海洋生态系统中磷的季节性变化已叙述过（Ketchum和Corvin, 1965; Ketchum, 1967）。在开花前，浮游植物生长所需磷的28%是由溶解在强光带或上层水域中的无机磷酸盐提供的，72%的磷是由水的垂直混合以及由深水中所传送上来的磷提供的。在开花期，86%的磷来自溶解在溶液中的无机磷，12%来自垂直混合水中的磷，2%由生物循环更新的磷所提供。当生态系统接近平衡时，43%的磷来自更新的磷，57%的磷是垂直混合水中的磷。

三种不同环境下磷的分布（见表4-3）指出了某些磷的循环状况。开花前所吸收的磷有13%含在颗粒物质中，上下水层之间大致相等；在开花期有92%的磷含在颗粒物中，其中大约有47%在上层水里，在稳定期只有3%在颗粒物质中。因此，在开花期所吸收的磷有很多被固定在有机物中，只有靠浮游植物群体的快速周转才能满足对磷的需要。周转的重要性由于下列事实更进一步显得突出：在稳定期生物体所吸收的磷只有一小部分来自其他生物，大部分是由更新的和来自深层的垂直混合水中的磷提供的。

如同其他的生物地球化学循环一样，人类的活动改变了磷的循环。因为种植的作物耗尽土壤中的天然磷，所以必须增施磷肥。磷肥来源于磷矿石，因土壤中含有丰富的钙、铁和镁，所以大多数增施的磷肥变成不溶性的盐。例如1968年施入耕地中的磷肥比从全球各方面流失到海洋中的磷还要多50%。

作为肥料用的一部分磷被收获的作物带至远方。当食物被加工或消费时，蔬菜和谷物中的磷最终作为废物而被释放出来。浓集在食品加工的废料和动物排泄物中的磷有一部分流入天然水中。更多的磷来自城市污水系统中所浓缩的磷酸盐。在处理污水时，只有30%的磷被除去，而70%的磷仍然留在污水中并流入下水道。在水生生态系统中磷迅速地被植物吸收，结果生物量大增。因磷会被固定在沉淀物中而流失，所以可通过污水继续增加新的磷。最终全部被人转移的磷都被固定在土壤中或水塘、湖泊和海洋的水底沉淀物中。

农业生产所需要的磷主要依靠天然磷灰石，小部分来源于捕获的鱼及开采的鸟粪。这是因为施加在土壤中的大多数的磷最终被固定在深层沉淀物中，又因为浮游植物的活动似乎不足以维持磷的循环，损失到深海中的磷素比施加在陆生生态系统和淡水生态系统中的磷素更多（Hutchinson, 1957）。

表4-3 三种不同的环境条件下补给磷的来源

	开花期前	开花期	稳定期
总的磷循环 (mg/m ² /天)	0.89	1.65	0.54
来 源 (%)			
可 移 动 的 磷	28	86	0 ^a)
垂 直 混 合 的 磷	72	12	57
更 新 的 磷	0	2	43

来源：根据B.H.Ketchum, 1967。

a) 强光带增加的无机磷是每天0.22mg/m²。垂直混合带来的磷也是这么多。

养 分 平 衡

由于自然的和人为的作用，养分在不断地输出和输入（见图4-7）。在森林、灌丛和草地生态系统中，每年养分从叶子、枯枝、根系、动物排泄物和死的躯体又返回土壤。经过分解作用它们又重新被吸收，首先被植物吸收，然后被动物吸收。在淡水和海洋生态系统中，动、植物残体渐渐沉入水底，在那里发生分解作用。由于每年的湖水对流和从深处上涌的水流使养分再次循环到上层。

然而，在一个生态系统内，循环途径并不是个封闭的。任何生态系统中的养分既不断地输出，又不断地输入。大量植物养分由雨、雪（Emanuelsson, Eriksson和Egner, 1954）和雾（White和Turner, 1970）带来。在西欧，通过这些来源所带来的养分至少大致等于由采伐林木而被带走的养分（Neuwirth, 1957）。少量由雨、雪带至森林的养分通过叶片直接被吸收，但这几乎不能补偿损失于淋溶的量。尽管从树冠层滴落到森林地面的雨水比同时落到裸露地面的水要少一些，然而这种雨水中含有较丰富的钙、钠、钾、磷、铁、锰和二氧化硅（Tamm, 1951; Madgwick和Ovington, 1959）。在栎树林中，降落的雨水把占17%的氮、37%的磷、72%的钾和97%的二氧化硅从树冠带至土壤，其余的部分由落叶提供（Carlisle等, 1966）。从叶片淋溶下来的养分及时地被表土层的根系吸收并被输送至树冠。这种局部的养分循环只需几天就可完成。

某些元素，雾比雨带来的更多。每年由空中降落的尘埃带给英国落叶混交林的养分估计每公顷为：钠——125.5公斤，钾——6.3公斤，钙——4.2公斤，镁——16.2公斤和磷——0.34公斤。存在于雾滴中较多的元素是钠、钾和锰，而与陆地来源有关的钙和与生物活动有关的磷却在降雨中较多（White和Turner, 1970）。

这些养分小循环可用放射性示踪元素进行追踪。Witherspoon和其他一些人（1962）用20微居里的¹³⁴Cs（铯134）注入白栎树中，然后跟踪放射性同位素的增强、损耗和转移。4月份注入栎树的¹³⁴Cs，到6月初约有40%已转移到叶子（见图4-8）。注入后第一次降雨时，放射性铯开始从叶子淋溶下来。到九月份耗损量达叶内最大浓度的15%。雨淋下来的放射性铯的70%进入矿质土壤；剩下的30%各行其道进入枯枝落叶和下层林

木。秋天落叶时，落叶中含有的放射性铯相当于雨水从树冠淋溶下来的两倍。越冬期间，它们的一半又被淋溶到矿质土壤中。在注入放射性铯后近两年的时间里，土壤中的铯仍有92%保留在上层4英寸的土层中，80%的铯被限制在树冠范围之内。并且19%被限制在树干周围的小范围之内。这表明，土壤中铯的分布极大地受雨淋和茎流的影响。

养分循环的模型

生物地球化学循环与能量流动分不开，事实上，由它赋予动力，这种关系可用模式图表示（图4-9）。养分通过能量系统被输入它们的循环途径，并由于光合作用而加速。然后由于分解生物（主要是微生物）的分解作用，使之发生一系列复杂的化学反应而释

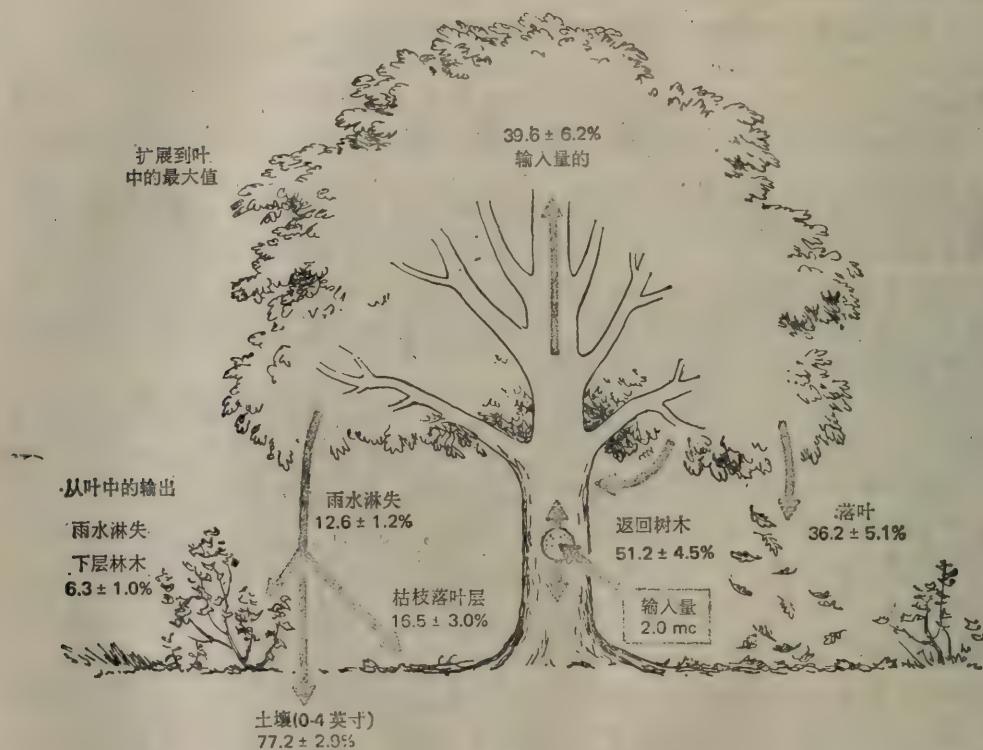


图4-8 以白栎树中¹³⁴Cs的循环为例，说明养分通过植物进行循环。图中的数据是1960年生长季节末期对12棵树测量的平均值

放出养分，然后再次被循环利用。养分同能量一样，沿着同一途径通过食物链，从一个营养等级进入另一个营养等级。然而不同的是，一定单位的能量最后被消耗掉了，而养分只是改变一下形式后又再次循环。这就是说，养分能重新回到它们最初的化学形式上。某些养分参与短期循环；某些则暂时被束缚在有机物内；还有些被固定在深层沉积物和岩石中。

因为所有养分通过生态系统是靠水作为介质，所以养分循环与水的循环密不可分。叶片的淋溶、雨水渗入土壤、分解作用、吸收作用以及养分从生态系统的进出——事实上，全部的养分循环，没有水就不可能有这些功能。正是由于水的流动，才使陆地的和

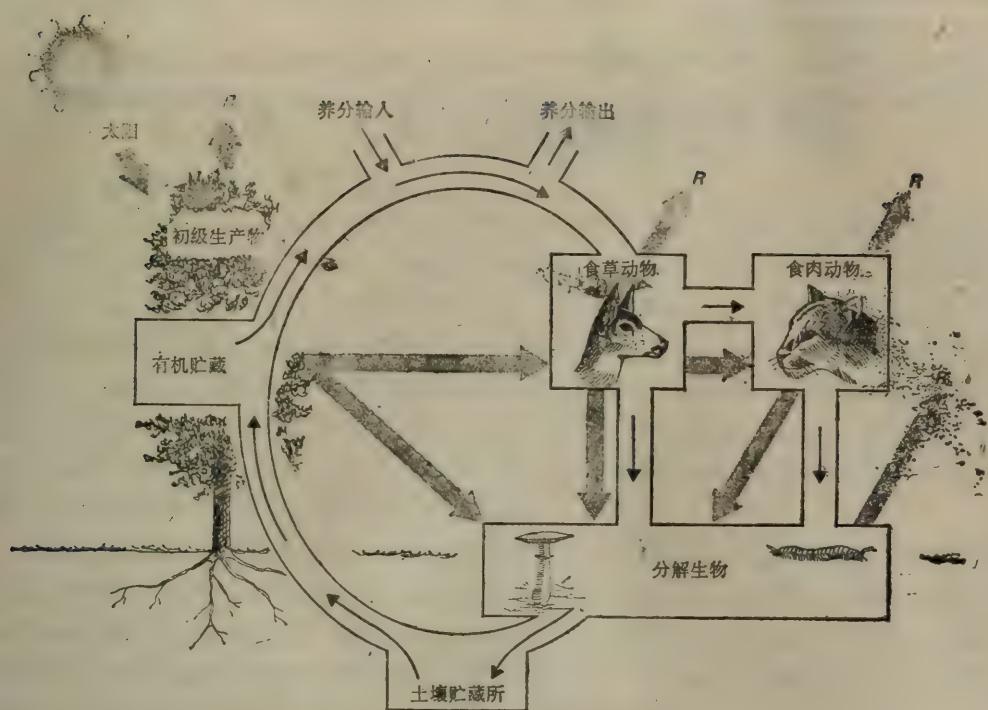


图4-9 如模式图所示：养分循环与能量密切相关。图中着重强调能量流动是单方向的而养分流动是循环的

水生的生态系统联系起来。在这种条件下，局部的与全球的生态系统也联系起来了。

摘 要

物质在反复不断的循环中从生物界到非生物界，然后又返回到生态系统的生物界。通过这些循环，植物和动物吸取对它们健康生长所必需的养分。植物和动物需要较多的某些元素（大量元素），也需要较少的而且往往是极少量的元素（痕量元素或微量元素）。但是，植物和动物一旦缺乏这些微量元素，它们就会像缺乏某种主要养分一样地影响其生长发育；另一方面，微量元素过量能引起生物中毒。

有两种循环即：以碳、氧和氮为代表的气态循环和以磷为代表的沉积旋回。硫循环是两种方式的结合。碳循环紧密地依靠着能流，二者密不可分。碳循环包括由植物所进行的二氧化碳的同化作用和呼吸作用，植物和动物体的消耗，呼吸作用的释放，枯枝落叶和木材的矿化作用，土壤的呼吸作用和林木中碳的积累以及脱离循环而长期贮藏。二氧化碳循环既有日变化曲线又有年变化曲线。在陆地、海洋和大气之间的二氧化碳交换平衡由于人类燃烧矿物燃料使二氧化碳迅速进入大气而被打乱，但大气中几乎 $2/3$ 的二氧化碳被陆地植物和海洋生物消耗掉。

氮的循环是以固氮植物——主要是豆科植物和蓝藻固定空气中的氮为特征的一种循环。氮循环包括氮化作用、硝化作用和反硝化作用。

沉积旋回包括两种状态——盐溶液和岩石。通过地壳的风化，矿质元素变为可利用态，以盐溶液进入水循环并采取不同的途径通过生态系统，最终又通过沉积作用回到海洋或地壳。磷循环完全是沉

积性的，贮藏量大部分来自磷矿石。用作肥料的许多磷酸盐被固定在土壤中，大部分损失在去污剂和其他被污水排出物所携带的废物中。

在矿质元素循环中，一端由绿色植物起着重要的作用，它吸收矿物质；另一端则由分解生物、空气和水起作用，分解生物将物质释放出来以便重新使用。有了空气和水，才有矿物质的循环路线。

〔梁淑文译 郑慧莹校〕

第五章 人类与生物地球化学循环

自从人类发明了火、适应村居生活方式以及发展了工艺学以来，人们在不同程度上对生物地球化学循环发生了影响。随着人口的增加、工艺学变得更复杂以及对矿物燃料的需要，人们对这种循环的干扰变得更激烈。他把诸如氮、硫、汞和铅化合物（比在该系统中可处理的铅数量大得多）一类的自然物质注入生物圈，靠投入的非自然物质如碳氢化合物（hydrocarbons）和放射性核素（radionuclides）进一步搅乱生物地球化学系统，这些非自然物质的循环是通过局部的和全球性的生态系统。当进入生物圈中的这些物质数量是如此之大以至于影响生态系统的运行并且对植物、动物和人有不利的作用时，人们就想到这些物质是聚合性的污染物质。

有些污染物是以水循环的方式参加生物地球化学循环的；其他污染物参加气体循环并且暂时环流在大气中；还有一些污染物参加土壤的循环，这些物质在土壤中可能成为混合物进入植物和动物体内，也可能变成土壤中的化学物质，或参加水和气体的循环。不管它们怎样进入生物地球化学循环，都得通过空气、水和沉积物的循环，并通过食物链移动。凡是空气污染物总有一天会变成第二步的水污染物。

空 气 污 染

空气污染的主要原因是由于矿物燃料放出颗粒和气态物质。排放出的各种发散物：

- (1) 细小的微粒（直径小于100微米），包括碳微粒、金属粉末、柏油、树脂、带有悬浮粒的气体（气溶胶）、固体氧化物、硝酸盐和硫酸盐；
- (2) 粗微粒（直径100微米以上），大部分碳微粒和借助空气的引力迅速移动的重的灰尘；
- (3) 硫混合物；
- (4) 氮混合物；
- (5) 氧混合物；
- (6) 卤素；
- (7) 放射性物质。

至少有五种重要的燃料燃烧来源放出这些污染物进入大气。汽车是最大的来源，几乎产生 $\frac{2}{3}$ CO₂、 $\frac{1}{2}$ 碳氢化合物和一氧化二氮(N₂O)。后两种污染物对光化学烟雾起主要作用。电力发电厂燃烧矿物燃料，特别是煤，产生2/3的二氧化硫(SO₂)。空气污染大约有1/5是由于工业的加工厂如：冶金厂和冶炼厂、化工厂、石油提炼厂、纸浆和造纸厂、合成橡胶制造厂造成的。对家庭、公寓、学校和工业建筑物供热的工厂是空气污染的第四个最大的来源。运输行业（私家车除外）包括铁路、海运、空运放出与汽车放出的相同类型的污染物。

污染物的其他来源是农业，这些污染物在数量上比较少，但它们释放的物质常常是重要的，这些污染物主要是农药和来自农业生产实践和矿区燃烧的灰尘以及建筑工业的灰尘。自然界也附加一小部分：花粉、植物释放的碳氢化合物、来自沙漠和火山活动的灰尘。从生态学的观点来看，这些污染物是自然发生的，如果不使人类负担过重，正常的生物地球化学循环是可以掌握的。许多自然物质，当它们与人类福利相冲突时，就成

为污染物。花粉引起过敏症就是一例。

污染物一旦进入大气就以各种途径参加生物地球化学循环。细小的微粒物质和气态物质可以靠大气流被搬运到离发源地更远的地方。一部分象干燥的回降物一样落到地上，这时它可以通过水和土壤进入各种营养循环和食物链。另一部分污染物在化学上和光化学上彼此发生反应，产生象硫酸和臭氧一类的次生污染物。气溶胶和其它形式的细小微粒物质起着凝聚核的作用并且象落雨一样转回大地。

二 氧 化 碳

大气的天然成分二氧化碳，正在以每年0.02%的速率增加着，浓度占320 ppm中的0.7 ppm。燃烧矿物燃料的副产物未必是污染物。只有在浓度很高时，它在生理上才产生不利的影响。大致二氧化碳排放量的 $\frac{1}{2}$ 是停留在大气里，另外一半被海洋和植物所迁移。二氧化碳增加过多的利害关系可能是影响地球的温度。

二氧化碳在大气中的这种光谱的特性有助于阻止从地球反射来的和漏掉的长波辐射进入星际空间，而使它转回到地球。这种作用广泛的被称为温室效应。而这个概念在描写地球上的大气怎样发生时是有用的，它不同于在温室中发生的现象。这种现象应当称为大气效应 (Fleagle和Businger, 1963; Lee, 1973, 1974)。温室的温暖不是由在温室里吸收长波辐射能的玻璃的光谱的特性引起的。相反，玻璃能破坏正常的空气运动并减缓自然酷热在温室里的损失。即使二氧化碳在大气中可以使地球温度升高，那么这种影响也会被空气中增加的灰尘所抵消。灰尘截断短波辐射并且使它转回到外部空间，因此有助于使地球冷却。

一 氧 化 碳

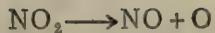
如果不把CO₂看作是一种污染物的话，那么在大气中分散数量最多而又广泛的污染物就是CO (Jaffe, 1970)。大气中CO的主要来源是汽油发动机。少量的CO来自煤的燃烧。世界范围的年排放量达 27.17×10^6 吨，其中95%是北半球产生的。覆盖北半球的CO浓度是0.1—0.2 ppm，但是，城市地面浓度增大到更高的水平50—100 ppm。在汽车往来交通拥挤地区，浓度可以达到650 ppm。在低速运输的地区，其浓度可明显的达到140 ppm。作为某些城市大气中的标准浓度在30 ppm时，CO使血液中大约5%的血红蛋白(hemoglobin)凝固。

CO不同于CO₂的是不易从大气中除掉。它是一种很稳定的气体，象一氧化物那样长时间存留。大气中的CO可以靠大气环流、CO₂的光化学氧化、植物和土壤细菌、海洋吸收而被除去 (Jaffe, 1970)。

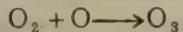
一 氧 化 氮

一氧化氮的主要来源是汽车和燃烧矿物燃料的发电厂。含氮的空气污染物的最普通的代表是二氧化氮(NO₂)。在大气中的二氧化氮被紫外线照射还原成一氧化氮和原子

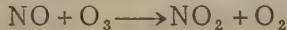
氧：



原子氧同氧 (O_2) 反应生成臭氧：



臭氧同一氧化氮反应生成二氧化氮和氧，从而结束这个循环：



这个循环阐明了一氧化氮经过变化或激发的几个反应。在光照下，来自 NO_2 的光化学还原的原子氧还与许多还原的碳氢化合物反应生成叫做“基”的中间产物。这些“基”参加一系列的反应生成更多的与氧、碳氢化合物和 NO_2 化合的基。结果 NO_2 再生成，NO 消失，臭氧积累并形成许多次生污染物，如甲醛、乙醛和过硝酸盐、已知的 PAN (过氧酰基硝酸酯) (见 Am. Chem. Soc., 1969)。所有这些聚合物都形成光化学烟雾。

NO_2 和次生污染物对人和植物是有害的。 NO_2 是一种产生褐色雾状的刺激性气体，在 13 ppm 时，能引起鼻子和眼睛兴奋，在 25 ppm 时，使肺不舒服。臭氧在 0.05 ppm 时，刺激鼻子和喉咙，在 0.1 ppm 时，引起喉咙干哑、头痛、呼吸困难。所有这些物质通常与其他污染物如 SO_2 和 CO 一道起协合作用。这种总和影响比单一的影响要大的多。因此，大气污染物必定与气喘病、支气管炎、肺气肿和肺癌的增加有关系 (Lave 和 Siskin, 1970)。

臭氧、PAN 和 NO_2 各自伤害植物的许多组织，破坏叶子的细胞，毁坏叶绿体并且妨害植物的新陈代谢过程。许多主要的叶子茂盛的植物如菠菜、玉米、芹菜和蚕豆，对 PAN 是非常敏感的。光化学烟雾迫使耕作较大距离的远离象 Detroit 和 Los Angeles 这样的大城市的中心。光化学烟雾消除了南加利福尼亚地区的柑桔工业，毁掉了 Los Angeles 北方的长距离的松林。

二 氧化硫

重工业和电力发电厂燃烧极大量的矿物燃料。这种燃烧的一种副产物是除微粒物质之外的二氧化硫。总起来说，我们每年排入大气 1.47 亿吨的 SO_2 ，其中 70% 来自煤的燃烧。 SO_2 在大气中有时不保持气体状态，而与湿气起化学反应生成硫酸。

硫酸在大气中有许多影响。以百万分之几的浓度刺激呼吸系统、在薄雾中或被小微粒吸收的硫酸可以被运送深入肺，附属于敏感性的组织。 SO_2 的高浓度，超过 1000 毫克 / 每平方米，已使这种污染物成为许多大气污染灾难的一种主要原因，这可用比预料高得多的死亡率和支气管哮喘发生率的增加来表示。在这些灾难中发生有以下几次：1930 年在比利时默兹 (Meuse) 流域；1938 年在多诺拉 (Donora)；1952 年在伦敦；二十世纪六十年代在纽约和东京。

植物会被排放到大气中的硫所伤害或被彻底毁灭。植物在 SO_2 0.3 ppm 这样低的浓度中曝露八小时，可以产生急性的和慢性的伤害。植物受伤害大都是在大雾笼罩、蒙蒙细雨或相对湿度高的时候，并且有适宜的温度，由酸性的带有悬浮粒的气体引起的。松树比阔叶树更易受害，以局部落叶和降低生长反应出来。

硫的发散物进入大气不仅能引起植物损伤，而且给群众的健康带来影响。硫的发散物亦在地球附近产生酸雨。在斯堪的纳维亚半岛，由于英国的工业中心和鲁尔河谷(Ruhr Valley)的风向这里(见图5-1)，所以落雨的酸度从1966年以来增加了200倍，pH值象过去记载的2.8一样低(Ode 和Ahl, 1970)。这种酸性雨水正在增加斯堪的纳维亚半岛河流的酸度，它有害鲑鱼的繁殖和迫使鲑鱼逃走。酸性雨水降低森林生长、增加钙的数量并且使耕作土壤中的其它营养物溶解。

在美国东北部，主要工业中心的风向这里，对它的地面水和降雨的化学的现代研

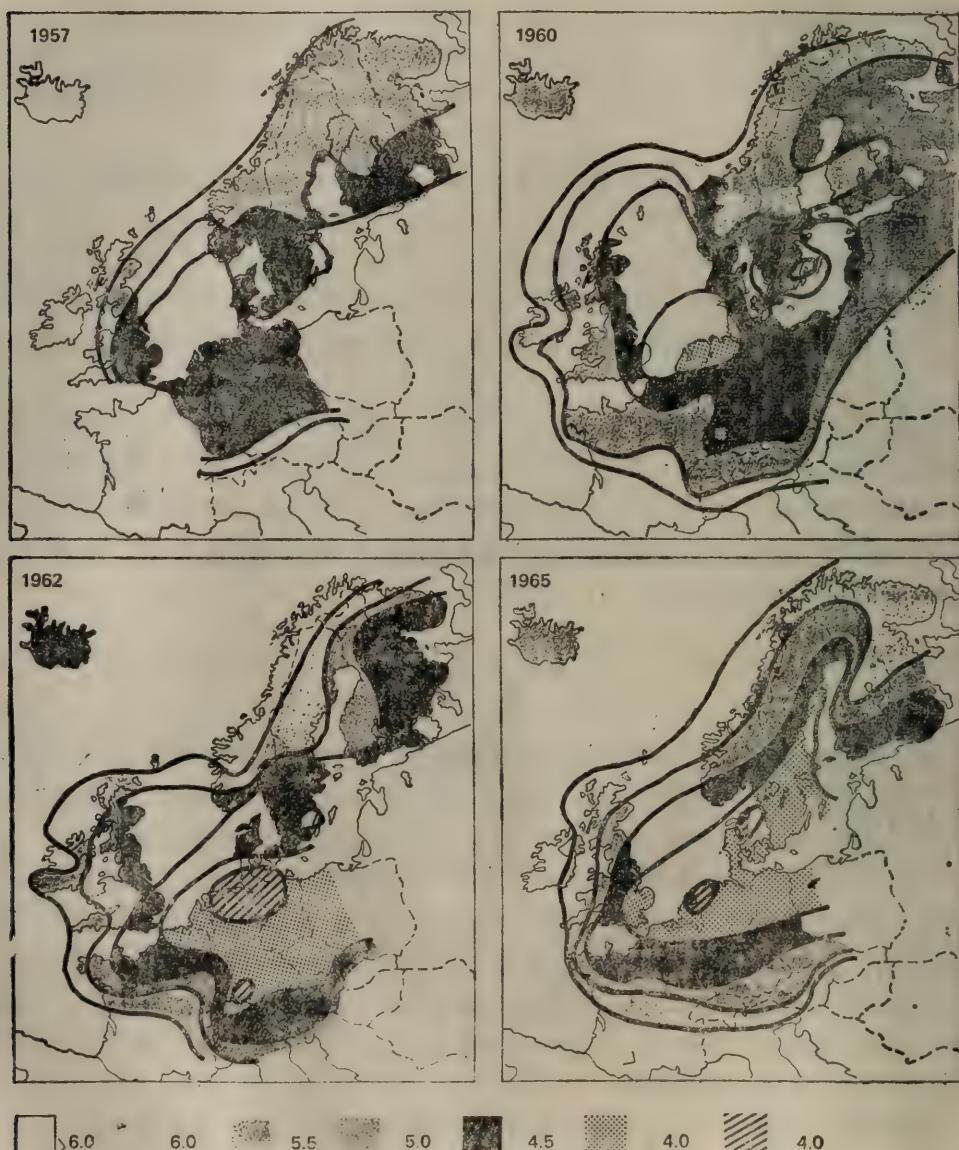


图5-1 从1957—1965年遍及欧洲北部降雨的pH值趋势。遍及欧洲北部的酸度增加的记录，来源于欧洲的工业中心(据S.Oden, "Nederborden Forsurning-ett Generellt hot mot Ekosystemem." I Mysterud (red). Forunensning og biologisch miljovem. Universit. ©S. Oden).

究表明，降雨的酸度增加了10—100倍，近年来，河流的酸度也增加了（Woodwell等，1972）。在新罕布什尔哈巴德（美）溪流实验森林中的雨和降雪，pH是4.1，有一星期的样品pH低至3.0。现代在新英格兰有落雨的很多地方pH是4.1—4.4，与更自然的pH 5.7相对照。

美国东北部河水中阴离子的计算结果正从碳酸氢盐向硫酸盐变化。这样的水对鱼和其它水生生物是有害的。在没有矿山酸性污水和类似物输入的情况下，高硫燃料的燃烧容易使非酸性河流变成酸性水。由于全球性的大气流，所以不能使一条河流，甚至在关系上距工业中心遥远的河流受到保护而不受硫酸输入的侵犯。

水 污 染

虽然大气污染易加入水的循环，并成为水污染的一种原因，但是在广义上说，水污染的主要原因是污水的处理。百年的江河和湖泊常被人们用作阴沟污物和一切工业污水的排污场所，其中许多污水毒性是很高的。增添的这种物质是从大地中滤取和搬运的，这个过程是靠水通过土壤渗透并流出土壤表面到达水生生态系统来进行的。

水生生态系统大量地依靠陆生生物来源的营养的投入（见第十五章）。这些营养的供应量决定河流和湖泊的一部分生产力。在第十三章中有详细的讨论，从生产的观点来看，水生系统有两种基本类型：寡营养的（oligotrophic），其中有低浓度的营养物，生产力也低；富营养的（eutrophic），其中有高浓度的营养物，生产力也高。水生系统的天然富集（enrichment）是富营养化（eutrophication）。营养过量的场所，从农业系统进入水生系统，阴沟污物和工业废物都被说成是人为富营养化（Cultural eutrophication）。与人为富营养化关系密切的两种营养物是氮和磷。

氮

在相对稳定的未受到干扰的生态系统中，氮的输入和输出差不多总是平衡的，虽然束缚在有机物质上的氮有变换。氮常常是一种有限的营养，它容易从土壤中损失掉。当人们开伐森林和开垦大草原时，促使有机物质破坏并且氮全部溶解而后丧失。人们靠施用化学肥料（fertilizer）和有机肥料（manure），弥补通过淋溶和农作物的收割而损失的氮，肥料中有一定数量的氮到水生生态系统中。因此，我们不能一般地认为在硝酸盐中化学肥料的作用通过淋溶而损失。在硝酸盐的来源中区分有机物质、化学肥料和分解产物是困难的。在土壤中以滤过水的方式损失的硝酸盐的总量随农作物的类型、肥料施用的比率和时间、土壤渗透性、降水比例或灌溉和蒸发之比、地面水文、作物中的部分分水界和一般的气候而变化。硝酸盐的淋溶在美国潮湿的东部比干燥的中西部更大。在农业干旱地区过多的硝酸盐被转移到自由水活动的深处（powers, 1970）。在雨量过多的情况下，硝酸盐会沉积到根区下面，当潮湿条件允许时，接着就是有效的淋溶。

来自农业生态系统的对淋溶有效的硝酸盐总量取决于超过作物利用硝酸盐有效部分。在极少情况下，作物能利用实施氮的95%（Allison, 1966）。利用70—90%是相当普通的，然而氮还原50—60%是更平常的。因此在许多农业区域，大量的氮流失到水

生生态系统中（见表5-1）。农田中氮的损失表明是不一致的，象农业本身一样多变，它们可以从低3.8磅/英亩^{*}耕地中（Jaworski和Helling, 1970）流到高50磅/英亩耕地中（Bigger和Corey, 1969）。

表5-1 对进入波托马克河河口的植物养分来源的估计

来 源	N (%)	P (%)
耕地径流 (runoff)	31	8
森林地带径流	16	4
都市地面流量	2	1
废水排放物	51	87

来源：C. R. Frink, 1971。

农业生态系统中硝酸盐的大量损失往往是可以降低的，应用硝酸盐限制作物所需的数量；在整个生长季节接近于作物要求最高的时候，侧施肥料；还可在行间作物收割后，种植小的谷类覆盖物或禾草，以利用秋天形成的硝酸盐。

农业硝酸盐污染的另一个来源是动物粪便（wastes）。在美国家畜产生的粪便等于19亿人所产生的粪便。这些动物粪便的50%是产生在集中饲养的动物中（Wadleigh, 1968）。但是，这没有指出，牲畜粪便对水质污染效力等于人废物的4—8倍。相当大的一部分是分散在地面上，与人类粪便不同，它被直接倒入天然水中。

近来，动物粪便变成了环境问题中的一些问题。在牲畜的管理中，更重要的变化是动物粪便被再循环到作物地和营养物中，最终再回到动物的饲料中（见图5-2）。输入的饲料和肥料（包括粪肥）被转变成输出的牛奶和肉。这个农业系统是生态学的探测器，因为有了上面可供散布粪便的较大地面，其损失按着农场大小的比例而减少。

现代粪肥堆积。在美国东北部和北部中心乳牛场里，在田野上所撒粪肥的费用超过化学肥料的价值，随着化学肥料价格的迅速增加，情况将无疑会变化。在中西部的肉牛，一旦用牧草育肥，饲喂区驯养几千头牛马就会受到限制。大约以每英亩25吨氮排放到中等当量密度的饲喂区里。其中一半是很快分解成氨的尿。硝酸盐通过微生物的作用产生在饲喂区的地表面或地表面附近。饲喂区的残余物（废物 wastes）在固结和几乎不渗透的外表面之下，或者厌氧腐烂被遗弃（are left），或者积蓄在覆盖地面的大量层积堆里。由于饲喂地所处的地区降雨量低，所以饲喂区的废物投给水生系统以微量的硝酸盐，尽管局部地面水可以被污染。在比较潮湿的地面，这样的废物会引起更大的环境问题。对制酪业和喂养区的残余物的解决办法是还原固体废物，使其归回大地，以适当的数量供农作物获得最大产量。

人类废物，特别是污物处理场所的流出物，是硝酸盐的第三个来源。不管来自农业水源的水污染的数量有多大，人类流出物起着更重要的作用。在威斯康星的地面水中发现，城市的污物处理场简易处理物提供 $\frac{1}{4}$ 的氮和 $\frac{1}{2}$ 的磷（Corey等, 1967，由Frink引

* 1英亩 (acre) [$= 4.046856 \times 10^3 \text{ m}^2$]，下同。

1磅 (lb) [$= 0.453592 \text{ kg}$]，下同。——译者注

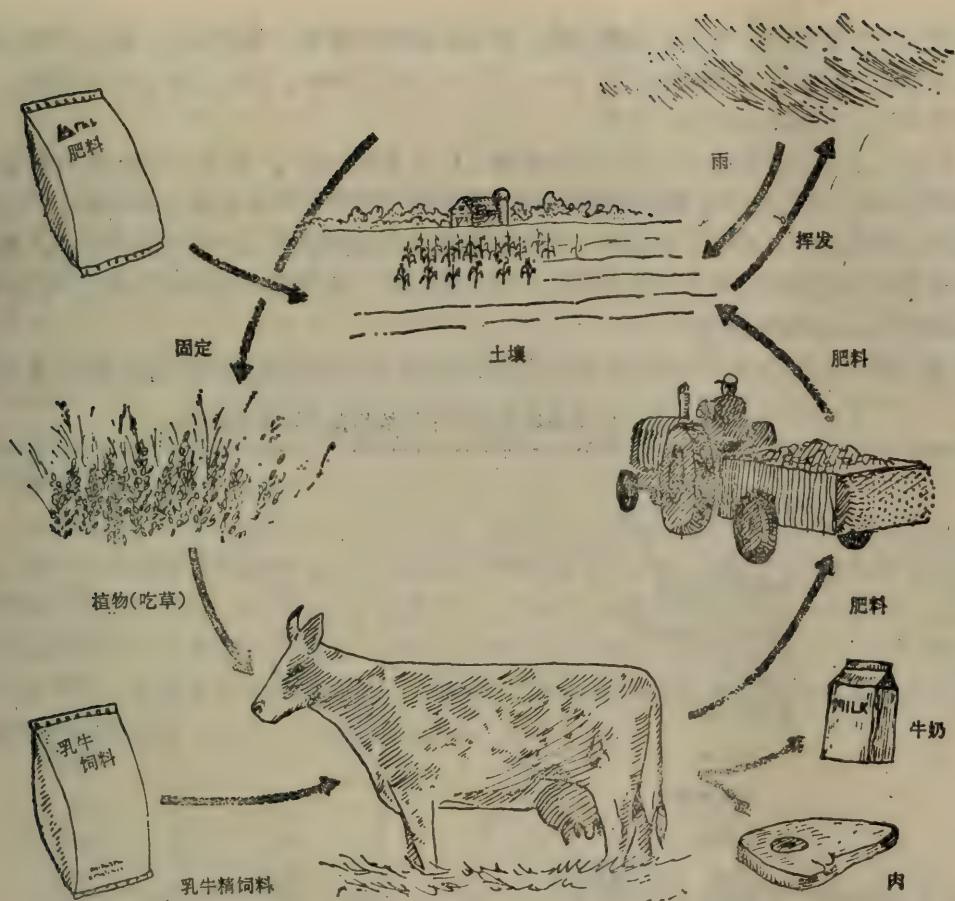


图5-2 在适当管理的、有牲畜的农业系统中，氮循环是完全的，随着氮的废物再回到农田，氮通过作物和家畜再循环。输入这个循环的是含氮的精饲料和有限量的化学肥料。输出的包括牛奶和肉（食用小牛肉和较老的无生殖能力的牛的肉）。这与饲养肉牛的围栏肥育成对照，在围栏肥育中，含氮的粪便贮藏在巨大的垃圾堆中（据R.L.Smith, 1976, *The Ecology of Man*, Harper and Row, New York）

证, 1971)。来自农村地区、主要农业地区的地下水提供 $\frac{1}{2}$ 的氮, 磷仅有2%。在康涅狄格家庭中的废物提供的氮像动物废物一样多, 而磷是动物废物的2倍。因为60%的家庭污水被污水工厂所处理, 所以土壤的过滤被绕过, 而氮立即进入排水道。在波托马克河港湾的污水中, N占51%, 相当农业流量的31% (见表5-1) (Taworski和Helling, 1970)。

如同农业废物一样, 这种潜在的溶液还原人类废物进入大地, 在大地里的氮可以为植物所利用, 磷可以停留在土壤中。污泥可用做肥料, 污水可被喷撒在作物上和森林地带。地下水可以经过作物的营养循环而被净化。这是生态学上较溪流中稀释的污水更完好的溶液。

磷

在水的富营养化 (eutrophication) 中, 磷比氮显得关系更密切。作为水生植物生

长所需的三种营养物，钾通常出现过剩，氮要靠固氮来补充，与此同时，磷以沉淀物的形式被沉淀，并且不能天然地补充 (Am. Chem. Soc. 1969)。因此，磷通常是有限的，在无限供给时，海藻就能无限生长。

水生系统多数磷的增多是来自污物处理工厂 (见表5-2)。最初污物处理只能除掉总磷数的30%。第二次处理最多能除掉30%，甚至最后的污物中有些磷流入小河中。饲养地可以由径流量 (runoff) 中提供一些。尽管磷对土壤微粒有如此强大的亲合力，然而来自耕地的土壤微粒的数量是无意义的。由于磷去垢剂的沉重，这样的污物几乎把所有的磷都投入湖泊和河流中。

进入港湾和海岸生态系统的磷的冲击力 (impact) 因它在淡水系统中的冲击力而

表5-2 对进入威斯康星地面水中的植物营养物来源的估计

来 源	N (%)	P (%)
城市简易处理物	24.5	55.7
民用污物处理系统	5.9	2.2
工业废污	1.8	0.8
农村的来源		
施肥地	9.9	21.5
其他作物地	0.7	3.1
森林地	0.5	0.3
牧场、小林地和其它地	0.7	2.9
地下水	42.0	2.3
都市地面流量	5.5	10.0
水域中的降雨	8.5	1.2

来源：C.R.Frink, 1971。

异。Ryther和Dunstan (1971) 指出，是氮限制海藻生长和海岸的海水中水体富养过程而不是磷。海岸的海藻可利用的氮是他们所需磷的二倍。这个理由可以从大地提供物中的氮和磷的比率得出。所得污物N:P之比刚好超过 5:1。在海岸水中的浮游植物以 10:1 吸收N和P。到氮被耗尽的时候，磷仍然剩下一半。鉴于污物中 $\frac{1}{2}$ 的磷是来自去垢剂，假如这个来源完全排除，在海岸水N与P之比仍然是充分的——10:1——使磷处于过分的供应状态。如果磷酸盐去垢剂被含氮的物质所取代，那么，如有人提出的，在港湾水中水体富养的问题就会得到解决。

重 金 属

在生物圈中重金属的积累引起了公众对生物地球化学循环的强烈关注。这些重金属是铅、镉和汞。虽然这些元素在周围环境的化合物中自然出现总是低水平的，但是，它们的浓度通过人们的活动已显著地增加。像其他元素一样，重金属也参加天公生态循

环。结果，在地表层的营养水平中它们的浓度显著的增加了。

铅

进入生物圈的铅主要来自汽车燃料铅烃基添加物的燃烧 (Chow和Earl, 1970)，次要来源是金属冶炼工厂和在果园中常常使用砷酸铅喷散的农业区。在全球的生态系统中，铅的数量正在稳定的增加。从1924年开始认真使用加铅汽油以来，在北半球铅的浓度增加了 $0.01-0.07/十亿$ 。在大气环流中，铅的增加也被格陵兰冰层上的积累所证明。从公元前800年到公元1750年人们开始用铅以来，铅的总数增加了500%。从公元1750年到1940年，在格陵兰冰川中铅的浓度再一次增加了400%。但是，最大的上升期是在1904—1964年之间，这个时期增加了1600%。因此铅是一种分布广泛的、很重要的全球性污染物 (Contaminant)。

以细小烟雾的形式排放到大气中的铅，最后既以沉降物降下，又以灰尘污染土壤。一旦进入植物里或落到植物上，铅就进入了食物链 (Chow, 1967)。植物根从土壤中得到铅，叶子从污染的空气中或者从落到叶子表面上的微粒中吸收铅。有证据：微生物也有吸收和固定大量铅的本领 (Tornabene和Edwards, 1972)。由于大气中铅浓度的长期增加，致使呼吸被铅污染了的大气的人们的血球中铅浓度明显增高，这种污染成为健康问题的障碍 (Goldsmith和Hextex, 1967)。

汞

汞污染生态系统的危险，通过日本人民的死亡和损害生命的情况，悲惨的显示出来，这些日本人住在水俣湾和沿吾野河的农庄里。当邻近工厂排除汞污物进入这些河水中时，在这些河水中作为人们的一部分主要食物的鱼就被甲基汞所污染。当水俣湾的人们吃污染的鱼时，甲基汞就被血球吸收并输送到脑。有毒物的积累导致严重的神经病的症状和死亡。从这个地区首先报道的叫做水俣病，夜盲、耳聋、运动失调和智力减退是汞中毒的特点。在有些情况下，汞可以通过孕妇的胎盘转移到她的胎儿，即使这个孕妇毫无汞中毒症状，也会如此。

汞中毒的特征已被认识达一百年之久，但是，只有在近代才有这种元素积聚在我们的生态系统中。在野鸟和鱼中汞浓度的发现，标志着汞广泛分布遍及全球。在瑞典的食谷类鸟和捕食它们的鸟的羽毛和嘴上高汞含量给出了最初的科学上的证据，，证明这个陆栖环境已被污染 (Berg等, 1966; Berg, 1969)。污染物的来源是烃基汞，这是用在种子上的一种杀真菌剂. 种子被食种子的鸟直接吞食后转移到它们的捕食者. 自从汞杀真菌剂被禁止使用以来，在食种子鸟中汞的含量有所下降。

比陆栖环境污染更严重的是水生生态系统，水生生态系统是大量接收来自氯、苛性钠的制造、电器装备和矿浆、造纸及矿石燃料的燃烧所产生的汞污物的场所 (Joensuu, 1971)。在水生环境中，这个问题通过元素的能力形成有有机基团的稳定的甲基化合物而解决。我们可以把这些化合物分成三组：（1）烃基，用甲基汞氢氧化物表示；（2）烷氧基烷基，如甲氧基乙基汞氢氧化物；（3）芳基，如苯基汞醋酸盐。汞通常是以无

机汞化合物或苯基汞的形式被排入水生环境的。

在水生环境中汞象非常难溶解的硫化物一样可以沉淀出来。在厌氧微生物条件下，这个化合物会无限期的留在沉积物中。在需氧微生物或不完全厌氧微生物 (Partially) 条件下，它可氧化成硫酸盐的形式，并且可以是受甲基化作用支配的 (见图5-3)。在底层沉积物中有合成维生素B-12的微生物，它可以转变无机的芳基 (aryl) 和烷 氧基烷基化合物为一甲基和二甲基二种形式。较可易挥发的一甲基形式通常是在酸性的条件下形成的，非常易挥发的二甲基形式喜欢在自然条件下或碱性条件下形成。甲基汞能溶解在水中。更易挥发的二甲汞 (dimethyl mercury) 挥发到大气中并参加全球的循环。在甲基汞污染的水中，鱼既可以通过食物链获得污染物质也可以直接地通过扩散穿过鱼鳃获得污染物质。

由于鱼只是慢慢地排泄这种化合物，所以栖居于污染的水域中的鱼体内甲基汞的浓度比水中甲基汞的浓度高的多。在瑞典平均浓度范围是0.2—5.0毫克/公斤，0.05毫克的水平被认为是一种可接受的标准。这种水平的汞不但对鱼有直接地影响，并且常常是致命的影响，而且它穿过食鱼者的机体，我们已经发现，当食鱼者是人时，其结果是很悲惨的。

由于汞是一种自然物质，所以它在咸水鱼和淡水鱼中很可能总是呈现在某一水平上。尽管对金枪鱼和箭鱼有禁令，因为在它们的肉中汞的水平比可允许的标准高，但汞

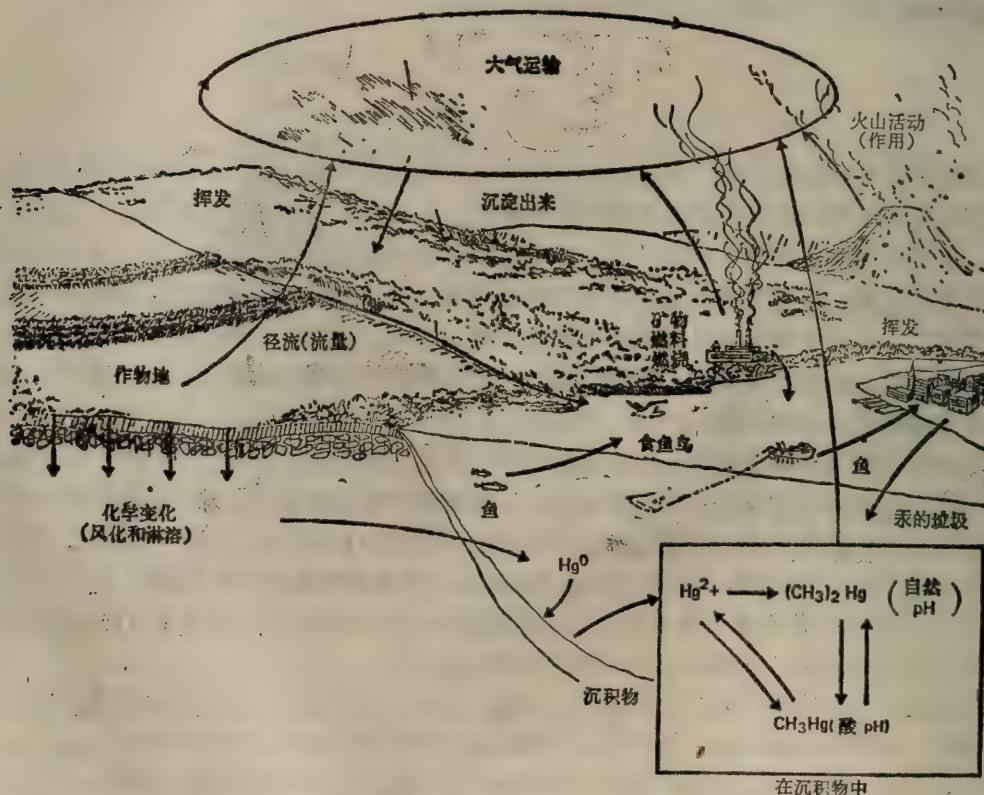


图5-3 汞在自然界中的循环。包括甲基化作用 (methylation) 的部分循环表示在水生生物附着生物 (insert) 中

的水平几乎不随时间变化。在93,64和25年前捕获的金枪鱼和箭鱼的博物馆标本中，汞水平同近年获得的那些标本中汞的水平处于相同范围——都高于可允许的标准。这使人联想到，现在发现，在广泛分布的咸水鱼中，汞的水平来自天然水源而不是来自人工制造的污染物（Weiss等，1971）。事实上，一位权威（Hammond，1972）估计，如果从1900年以来，人们处理的汞的总量都输入世界海洋中并充分的混杂起来，那么，汞的浓度就只会增加1%。

在淡水生态系统中这种情况是不同的。在汞污染成为问题之前，D'Itri（1971）对在圣克莱尔河流系统中捕获的鱼的博物馆标本作了分析，并且比较了这些鱼同新近捕获的鱼的标本中汞的浓度。在北美大梭鱼和海七鳃鳗中，汞的浓度1965年到1970年增加三倍，然而在鲟、狗鱼（pike）、糖鱼（sugar）、小嘴鲈鱼（smallmouthed bass）、眼球暴突的鱼和六棘刺盖太阳鱼中，在同一个时期，汞浓度增加四倍。

汞的主要危险来自局部水生环境的浓度，在这里汞积聚在鱼体内，而在陆生生态系统中，汞常被用作种子的杀真菌剂。汞对健康的最大危害是局限以鱼作为主要食物的人。在野生的情况下，汞对直接以处理过的种子为食物的食种鸟和在水生食物链中居首位的食肉鸟是一种危害。人和动物摄取了汞可以导致染色体破损和其他遗传学上的危险，这种危险还不完全了解。

氯化烃类

闯入生物地球化学循环中的所有人，没有一个人对营养循环比对普遍应用的DDT更注意的。从第二次世界大战以来，这种杀虫药一直以巨大的数量用来控制病害的传播和作物害虫。1946年初期Clarence Cottam注意到DDT对生态系统和无指标的（nontarget）种类的破坏效果。但是这种杀虫药对生态系统的影响不引人注意，直到Rachel Carson的《寂静的春天》一书揭露了这种碳氢化合物的危险后才被重视。在南极洲对动物组织中DDT的探测，在远离任何应用杀虫药剂的来源时，强调DDT确实参加全球的生物地球化学循环，并且在地球周围散布。

DDT

DDT（和其他氯化烃）有一定的特点，它使全球性的环流成为可能（见图5-4）。由于DDT在脂类或油脂中有高的溶解度，而在水中溶解度很低，因此有助于积聚在植物和动物的脂类中。它是持久的和稳定的。经受某种降解，大量的DDT变成DDE，半衰期大约20年。它有一种非常高的蒸气压足够保护植物免遭直接损失。它可以被吸附到微粒上或象蒸气一样逗留，不论哪种情况，它都可以被大气环流所输送。它可随雨水返回到大地和海洋。

杀虫药剂通过空气喷雾已被广泛应用。以这种方式使用的有 $\frac{1}{2}$ 或更多的毒药被疏散到大气中并且永不到达地面。如果蔬菜的遮盖是稠密的，那么只有20%左右到达地面。例如：为了控制Douglas冷杉暗色蛾的突然蔓延，在（俄勒冈州东部大量喷散DDT 66000英亩以上的森林土地，只有26%左右预期施用的DDT到达森林地被物面。

在地面或者在水的表面，这种杀虫剂是进一步疏散的问题。很明显，少量的DDT从表土移到下层土中。到达土壤的杀虫剂通过挥发作用、化学降解作用、细菌解体、雨水的径流和有机物质的收获而被损失掉的达在作物上的DDT总量的1%左右。

在森林和作物地里喷散的DDT进入溪流和湖泊中，在这里，当DDT移到下游时。它易受进一步分布和稀释。释放到油溶剂中的杀虫剂渗透到底层，并引起鱼和水生无脊椎动物的大量死亡（见Reviews in Pimentel, 1971; Cope, 1971; Johnson, 1968）。陷入底部碎石和泥浆中的杀虫剂，会继续进行局部的再循环，并且总有一天会被抵消。

在湖泊和池塘中，DDT可乳化的形式通过水有助于扩散，但是未必用相同的方式。在油溶液中的DDT有助于漂浮在表面，并且依靠风吹在附近移动。最后，杀虫剂到达海洋。在海洋中，它们会集中在平滑的水面，吸引浮游生物的这些平滑的水面，靠海水运送穿过大海。在海洋中，部分DDT的残余物可以在混合层（mixed layer）中循环。有些DDT的残余物可以被输送到深水，更多的可以通过有机物质的沉积作用而失掉。

尽管相当多的DDT和其他杀虫剂是通过水输送，但是，杀虫剂残余物的主要迁移是发生在大气中。大气不仅能得到大量杀虫剂喷雾，而且也能从土壤、水和植物中得到小部分挥发物。假如DDT象蒸气那样单独保存，那么大气的饱和量就会容纳象至今生产的DDT那样多。大气容纳DDT的能力通过残余微粒物质的吸附作用大大增加。因此，大气变成了DDT和其他氯化烃的一个巨大的环流储蓄器。通过化学降解、穿过大气-海洋（air-sea）分界面的扩散，大部分是降雨及干旱的结果，残余物从大气中被再移动（SCEP, 1970）。

尽管DDT和其他氯化烃的残余物的数量相对来说是小的，每年产生的总量达 $\frac{1}{3}$ 或更少，但是这个浓度对海洋、陆地和淡水生态系统的有害影响仍然是很大的。DDT和有关化合物有助于集中在生物机体的脂类中，在这儿它们经受小的降解（见Menzie, 1969; Bitman, 1970; Peakall, 1970）。

DDT在类脂物中高的溶解度通过食物链引起其浓度的加大（magnification）。只有当食物蛋白质被食者摄取时，食物中的大部分DDT才被保留在食者的脂肪组织中。因为它降解缓慢，所以DDT能积累到高峰，甚至到有毒的水平。这样聚集的DDT传递到下一营养级。在食物链最高级上的食肉动物就储蓄了大量的杀虫剂。

例如：为了控制蚊子的年周期（aperiod of years），在长岛（Long Island）盐沼泽地上喷撒的DDT的浓度是每亩13磅。DDT总残留物范围在浮游生物中是0.04 ppm；在虾（河虾）中是0.16 ppm；在鳗鲡中是0.28 ppm*；在食肉鱼中是2.07 ppm；在环嘴鸥（ring-billed gulls）中是75 ppm。这个与0.00005 ppm的水中DDT的实际浓度成对照。因此接近食物链顶端的环嘴鸥食肉鸟含有的DDT的水平比出现在水中的DDT的水平高1百万倍以上（Woodwell等, 1967）。在加利福尼亚克利尔莱克，生物体组织中DDT的浓度，超过在水中出现的浮游生物中所含浓度的265倍，小鱼中的500倍，食肉鱼中的85000倍，鹏鹕（一种食鱼鸟）中的80000倍（Rudd和Genelly, 1956）。

在他们的组织中高浓度的DDT常常导致死亡或损伤生殖和生物遗传素质。在淡水鳟卵巢脂肪组织中，5 ppm的残留物可引起100%的小鱼苗相继死去，当小鱼苗利用卵

* 原文中无ppm。——译者注

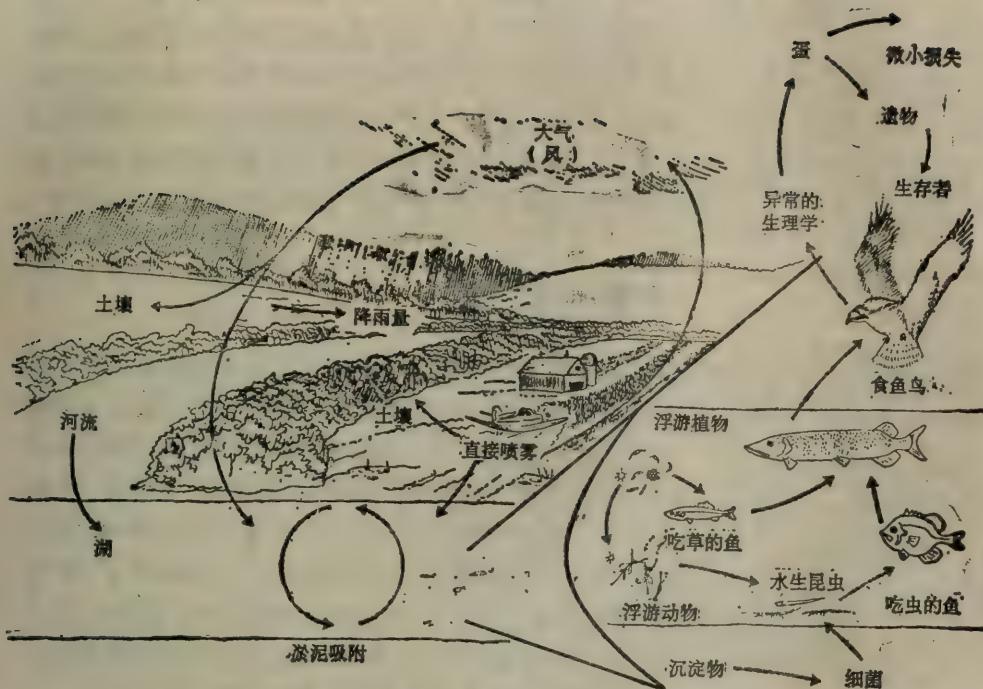


图5-4 DDT和氯化烃类杀虫剂的循环。最初的输入来自喷雾器。相当大的一部分未能到达地面；并且是以小滴和特殊的物质通过大气而传播

黄囊时就获得致死剂量。DDT的高浓度同海鳟和加利福尼亚鮈鱼的衰退互相关联。DDT及其降解产物干扰鸟中钙的新陈代谢。氯化烃类通过抑制ATP酶阻塞离子运输，这种酶产生可用的人体必需的能量。这使还原剂穿过薄膜运输的钙离子减少并且可以引起有机体的死亡。DDT还抑制碳脱水酶(Bitman, 1970; Peakall, 1970)，这种酶对于蛋壳中碳酸钙的沉淀和维持穿过壳腺(Shell gland)膜pH梯度是必不可少的。

有证据表明，DDT可以降低某些商品蔬菜的生长，可以引起植物组织地上部分中的大量元素和微量元素发生重要的变化(见Pimentel, 1971)，并且可以降低浮游植物的生产率(Wurster, 1968)。不管怎样，在多数实例中影响这些变化的必要的浓度比应用的标准浓度更高，比自然生态系统中可能存在的浓度更高。

多氯联苯

最近发现的另一个分布很广的环境污染物是聚氯二苯基(PCB)，这是一种被广泛应用的工业化学药品。尽管不会故意把PCBs释放到环境中，但是在雨水中、人类组织中和许多种鸟和鱼中已发现有PCBs。PCBs象DDT一样，对脂肪组织有亲合性，降解缓慢，并积累在食物链中。PCBs在电容器和电压器中，在塑料、溶剂和油墨中常用作电质液(dielectric fluids)，它的产量从1930年引进到1970年的34000吨以来有稳定的增长。由于发现PCBs是一种环境污染物，所以它的生产和用途正在下降。

有多少PCBs进入周围环境是很不了解的，但是知道它们有一些来源，可能是污水

的排放口和工业的配置。河流是一个中间运输渠道，而大气则是一个主要运输方式（见 Hammond, 1972）。PCB的这条小路类似于DDT。在许多地区，PCB在鱼中的残留物比DDT残留物高；但是，在远离严重污染的工业区的海鱼和淡水鱼中，典型的残留物范围是0.01—1.0ppm。鱼鹰和鸬鹚这两种食鱼鸟，PCB的浓度范围在300—1000ppm。在人的组织中已发现有微量。PCB象DDT一样能引起蛋壳变薄、使新孵出的小鸟畸形（Gilbertson等, 1976），并且降低某些海藻的生长速度（Mosser等, 1972）。

油 污 染

不同于碳氢化合物的一种污染是油对海洋的污染。尽管油偶然溢出引起很局部的破坏并且受到高度重视，但他们确实是这类污染的一个次要来源。油污染的90%来自海洋船舶、提炼厂、石油化学工厂、水底油井的正常工作，和由汽车以及工业排放到空中的碳氢化合物的结果。据估计，1967年标准油船工作投530,000吨油到海里，非油船又投入500,000吨，近海油田产生100,000吨，炼油厂和石油化学工厂又投入300,000吨。偶然的溢出只能增加200,000吨。工业上的和汽车的废物、油和油脂状物（grease），增加500,000吨左右，即使它们的大部分被倾倒在土地上。石油碳氢化合物的散发每年大约是9千百万吨，是由其它来源进入海洋的物质总量的40倍。如果这些碳氢化合物只有10%到达海洋，那么从这个来源的总污染物就会是从船舶和土地直接注入的5倍。

工业化的北半球大量散发的碳氢化合物被风慢慢吹散。在海洋中碳氢化合物一旦被天然混合物所冲淡和驱散，最后就消失。一部分通过微生物的作用而消失，一部分靠氧化作用、蒸发作用和底部沉积物的沉淀作用而消失。然而这种作用是缓慢的，而且依场所、特性和浓度而定，碳氢化合物对海洋生态系统有很大的破坏性。他们可以毒害或直接杀死海洋生物，通过破坏生物幼小时的结构和食物链中的其他环节来瓦解生态系统，并且妨碍动物传达信息和搜集信息系统。

大气传播的卤代碳氢化合物通过空气-水的分界面进入海洋。这个分界面只有1英寸*厚的部分（fraction）（Duce等, 1972），在海洋的表面形成一层象油膜一样平滑的水面。在表面结合成的薄膜是诸如脂肪酸类的自然物质和人们引进的物质如泄漏和溢出的石油。这些相同的物质常常粘着小微粒、微滴和下沉到底部的、并且靠水的运动最后又转回到上部的柏油团块（Hom, Teal 和Backus, 1970）。常常只用普通肉眼就可以看到的这些平滑层集中碳氢化合物和重金属于表面，在这里幼小阶段的鱼、植物和浮游动物可以通过食物链充分的吸取和更进一步的扩大。

放 射 性 物 质

自从把原子弹投在长崎和广岛由爆力开创的原子时代以来，核放射物对地球上的生物的冲击有着重要的关系。然而原子武器的威胁总是存在的，所以更直接的关系是对生物更低剂量的照射的影响。放射性物质的一种来源是核动力厂。

* 1 英寸 (in) [=0.0254m]。——译者注

在核动力厂中核裂变反应堆代替矿物燃料燃烧炉的燃烧室。缓慢移动的中子常被用来裂解重原子铀-235的核成为较轻的裂变碎片和两三个中子。用石墨或水减速的这些中子常常被用来裂解其他U²³⁵原子。这个过程继续到产生一个释放巨大热量的自保持链核反应，这些热量常被用来制造蒸汽。

炼钢炉反应器的最普通类型是密封水反应器，这种反应器继续地对空气和冷凝水放出低水平的放射现象。水的放射性污染物大多数是来自穿过强烈中子流反应器的水。水中的微量元素被激活并产生放射性同位素。另一个来源是冷金属管表面的放射性产物。

进入水中的放射性元素与底部沉淀混合并在泥浆和水之间循环。有些放射性元素被有机体吸收的并且在不同营养水平上被集中。事实上，在生物量和底部沉淀物中保留的那些放射性元素之间以及在水中集中的放射性元素，即放射性物质进入该系统的日输入量和它们的日脱变率之间存在一种平衡 (Jennings和Osterorg, 1969)。

许多重要的潜在的环境污染物来自高剂量和低剂量的放射性废弃物和失去效能的燃料，特别是当这些废弃物和燃料在燃料加工厂被移动和集中的时候。目前这些放射性很高的废弃物被贮存在地下钢制品中和混凝土槽内。这些废弃物大都来自军工生产，它能穿过每加仑* 1 千居里高。这个 3 加仑的致死剂量，如果绕着地球均等的散布，那将会使每个人面临破坏性放射。1 百亿加仑的这样的废弃物要贮存在要求永远注意的槽内。不但要经常使他们冷却，而且这个槽必须每20年更换一个。

进入生物地球化学循环的生物学上重要的营养物的一些放射性核素是：C-14, P-32, Ca-45, Co-60, Zn-65和碘-131；有些奇异的放射性元素是：锶-90, 铯-137和氪-85。有些放射性核素以很小的数量进入生物地球化学循环，因而没有直接的影响，尽管他们确实添加到周围环境综合放射污染物中。有更大影响的是加入食物链的放射性同位素，尤其是那些行为上相类似的或追踪必要营养品的放射性同位素。当放射性同位素在浓缩或还原一种稀有非放射性物质中可以代替低价营养物时，这些必要营养品有最大的吸收。有些放射性同位素的含量在食物链中增加，在更高营养级上变得更集中。另一些同位素的浓度在更高营养级上减少。放射性同位素的保留时间和浓度随同位素。控制传递速度的机制、有机体的种类和它的生理学、食物链和生态系统而变化。例如，锶和铯在脊椎动物食物链中通常积聚在更高营养级上，而碘、钴、钌则不这样。钾、硫和磷积聚在围绕节肢动物的食物链中，而锶和钻则不这样 (Reichle等, 1970)。

在陆生生态系统中分散的放射性物质来自气态的、微粒或烟雾沉积物以及液体和固体废物。过去，污染物的一个重要来源是在大气中进行的核武器试验，核武器试验产生了大量的锶-90和铯-137。对陆生环境的放射性污染物来说，最重要的作用机制是靠植物对微粒沉积的拦截作用和叶的吸收作用。后来的保留 (retention)、腐烂或风化可能会导致拦截放射性的某些减低。另外的投入物可能来自土壤和杂乱物中放射性同位素的吸收。这两条途径可以导致象锶-90, 铯-137和碘-131这一类裂变产物的有意义的积聚。来自植物的放射性物质以食物链的方式通过生态系统而移动。特别重要的是同追踪必要营养物行为相类似的或追踪必要营养物的同位素。当它们可以取代低浓度营养物和有一种稀少的非放射性相对物时，必要的营养物可以最容易的移动。这两种同位素

* 英加仑 (Ukgal) [$= 4.546092 \text{ L}$]，美 (Usgal) [$= 3.78543 \text{ L}$]。下同。——译者注

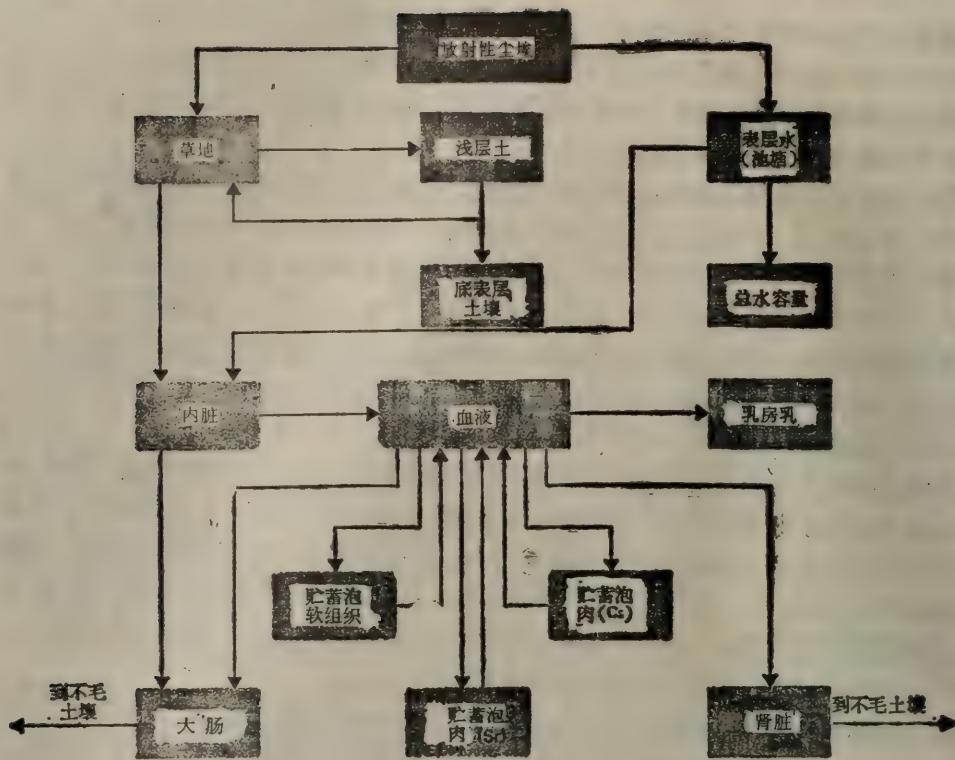


图5-5 铯和铯通过放射性尘埃到人转移的模型。这些放射性核素从放射性尘埃到牛再到人 (Courtesy Oak Ridge National Laboratory)

是锶-90和铯-137（见图5-5）。

北极地区有非常多的大气回降微粒，占优势的植物——地衣，实际上吸收了落在它上面的放射性微粒的100%。地衣中的锶-90和铯-137随着食物链中的Ca进入美洲驯鹿和驯鹿中，由此再进到食肉动物和人。阿拉斯加州北部地区的人们，春天，驯鹿在向北方迁移的时候将它们杀死，并将肉贮存起来作为春末夏初的食物。由于驯鹿整个冬天都喂地衣，所以它们的肉含有铯-137，在春天是秋天的3—6倍。因此在爱斯基摩人铯-137的含量有一相应的增长——通常是50%。当人们在夏天和秋天这几个月里有机会改变鱼的食物时，这个含量就减低。

尽管有相当多的研究，关于各分类群对放射性同位素的吸收、同化作用、在组织中的分配、降解速率和平均含量，相对来说，我们知道的仍然是很少的。关于放射性物质通过不同的生态系统在环境循环中的作用，我们知道的更少。随核动力厂的数目和垃圾处理必然性的增加，我们需要更高深的关于放射性物质作用方面的知识。公害方面的知识一定要扩大，不仅扩大到人类，而且要扩大到人类依赖的生物群。

摘 要

人们由于正在增添比生态系统可搬运的还要多的自然物质使生物地球化学循环负担过重。人们还

通过引入生物圈中的本系统不可能对付的合成物质，来进一步打乱生物地球化学循环。这些物质象已知的污染物一样，可以通过水循环的方式进入生物地球化学循环。有些物质参加气态的循环和在大气、水和沉积物中环流。一定数量的铅、汞和氯化烃类通过食物链转移。这些污染物的来源是汽车、动力厂、工业、污水处理厂和农业。

CO₂尽管不是污染物，但是它每年以0.2%的比率正在大气中增加。最大量（abundant）的一种污染物是一氧化碳（CO），CO的来源是汽车。它们在城市地区聚积最多，它是一种很稳定的气体，随一氧化物保留在大气中达相当长的时间。

人们主要干预氮循环的途径包括NO₂输入大气和硝酸盐进入水生生态系统。NO₂的主要来源是汽车和矿物质燃料的燃烧。NO₂在紫外线照射下变为NO和原子氧。这些物质同碳化物起反应产生许多污染物，包括臭氧和PAN。这些物质形成光化学烟雾，一种对植物和动物有害的污染物。由于在农作物上不合理的施用氮肥、动物肥料、污水流出物，使水生生态系统增加过量的硝酸盐。污水流出物占最大数量。在富营养的水生生态系统中的更密切的物质是磷，它们大都来自污水排出物。

我们的工艺学开化（Civilization）的一种副产品是SO₂。当它进入大气时，就成为一种重要的污染物，它影响、甚至杀伤植物，使其停止生长，引起人和动物呼吸困难，并且产生酸雨降落在地球的一些地区。

工业用的铅、汞一类重金属，在生物圈中总是以低水平出现，它们的发生已有明显的增加。这两种重金属造成潜在的和实际上的健康问题，尤其是它们进入食物链以后更是如此。现在汞的主要危险是当地居民而不是世界居民。

更重要的世界性的后果是氯化烃类。用于控制昆虫的杀虫剂已污染了全球生态系统并且进入了食物链。自从它们在更高营养级上形成更高浓度以来，氯化烃类对食肉动物影响最不利。因为氯化烃妨碍它们的生产能力，所以食鱼的鸟受到危害。

还有传入的来自核武器试验和核动力厂的放射性物质。有些放射性同位素可以进入食物链，也可以集中在食物链中。其他的放射性同位素就不集中在食物链中而是穿过食物链。在许多情况下，放射性核物质的浓度在更高的营养级上减少。随着人们倾注更多的污染物进入生物地球化学循环，我们需要了解更多的关于这些物质给予人类和人类所依赖的生物群的公害。

〔王惠君译 郑慧莹校〕

第六章 环境的影响

最低因素和耐性法则

1840年，德国最著名的有机化学家Justus Von Liebig，出版了一本著作《有机化学及其在农业及生理学上的应用》。在该书里他描述了他对表层土壤和植物的分析，并提出他的简单观点：“一块田地上谷物产量的增减与有机肥料中矿质营养转给植物的多寡成正比”，这种想法在那个时代向前跨出很重要的一步。实质上他所说的是每种植物需要一定种类的和一定数量的营养或食物。如果这些营养物中有一种缺乏，植物就要死去。倘若某一种营养物供给的数量减到最低限，植物的生长将是最低限度的。这就是通常所说的最低限因素法则。

若干年持续研究揭示，不仅仅营养物质，包括其它环境因素如温度、湿度都能影响植物的生长。后来发现动物也受食物、水分、温度和湿度的限制。终于最低限因素法则被扩展到包括植物和动物所需的全部环境因素。

以后，关于环境对植物和动物的影响的一些研究揭示，不仅仅一种物质或条件的量太少能限制有机体的生存和繁盛，而且太多也同样能限制有机体的生存与繁荣。有机体

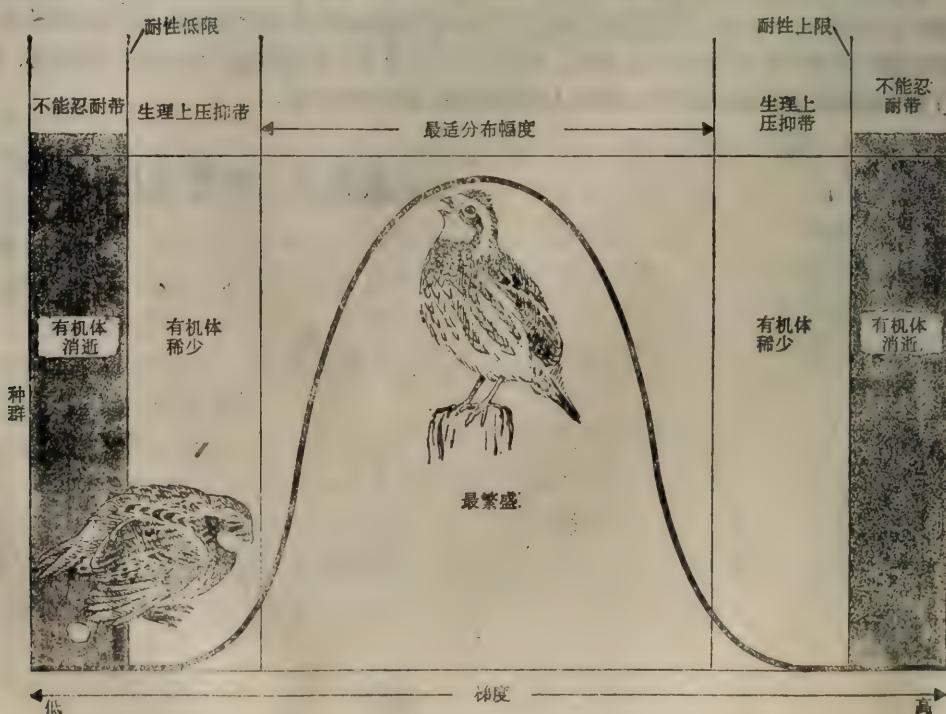


图6-1 图解显示耐性法则

生存于物质太多和太少之间的一个分布幅度内，即耐性的限界。V.E.Shelford 在1913年将限制有机体生存或繁荣的最大限度物质或条件的概念并入耐性法则（见图6-1）。

然而现代生物学家认为，有机体实际是受多种条件所限制，而且受它们之间相互作用的限制。例如，一个有机体对某种物质或条件有一个宽的耐受范围，而对另一种物质或条件的耐受范围则很狭窄，因此它可能受到它耐受范围窄的因素所限制。一个有机体表现出对全部环境影响有较宽的耐受范围，它分布范围则广。有时某种条件对一个种不适宜，则在其它条件的耐受限度也会下降的。另方面，有些有机体可以利用一种因素的过剩去替代另一种不足的因素。一些植物在钾供给不充分时能用钠补偿（Reitemeier, 1957）。一个种对各种环境条件的最高和最低耐受程度，可因季节变化和地理条件而异。在下面各章节中讨论有机体的某些重要因素时将有这个法则的许多补充例子。

温 度

活的有机体是直接与能量环境相联系的。依靠光合作用过程吸收的能量，同样也是热能的来源，热能是生命的物理环境的特点。

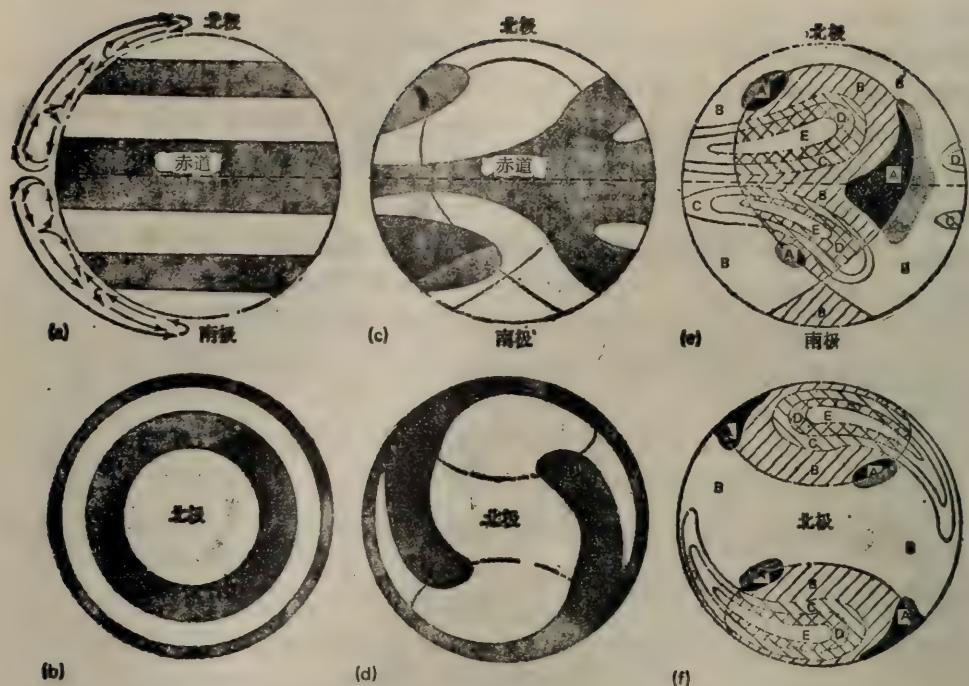
温 度 和 气 候

以地球到太阳的平均距离来估算，每单位时间内太阳辐射到地球表面的能量为2卡/（厘米²·分）。这个数值称为太阳能常数，一年中只稍有变化。这个数值中大约1.0卡/（厘米²·分）到达地球表面。

太阳辐射到达某个地点的数量取决于大气中湿度，臭氧浓度和尘埃，以及这个地点的海拔高度和地理位置。随着海拔高度的增加，太阳光射程中的水蒸气，尘埃，空气分子，二氧化碳都相应减少。因此在海拔高处，太阳辐射更强烈。以短波能被地球吸收并以长波能、重新辐射出来的太阳辐射能加热空气。受同温层中的臭氧层阻拦而不致逸出外层空间的长波辐射，使地球上高层大气变得暖和。因此大气接受的大部分热量直接来自地球、间接来自太阳。

阳光不是均一地照射在地球上。由于地球的形状和地轴的倾斜，太阳射线到达赤道地区比照射到两极地区的射程更短。低纬度地区远比两极地区接受的热量要多。赤道地区增热的空气上升，直到它渐渐地到达同温层，该处的温度不再随高度上升而下降。空气在那里的温度与同温层相同，或略比同温层低些，并且被阻止再向上移动。由于越来越多的空气上升，空气团被迫向南北两极蔓延，空气团接近两极时变冷，重量增加，下沉在北极区。然后较重的冷空气又流向赤道，置换笼罩在热带上空的暖空气。

如果地球是固定的，没有不规则的陆地块，那么大气环流类型将不会有变化。但是地球绕着地轴自西向东旋转。自转产生地球自转偏向力，偏转风向，阻止空气自两极向赤道直接地流动。风向在北半球向右偏转，在南半球向左偏斜。地球表面产生的阻力，改变了大气简单的流动类型。这种结果在极地产生盛行的东风带即极地东风带，东方贸易风在赤道附近。西风区在中纬度通称西风带。这些风扰乱空气单纯地流向赤道，以及向上流向两极进入一组环流圈（见图6-2）。



(e) 和 (f) 部分中的字母和暗影代表地球的气候条件，下列为 Thornthwaite's 的分类系统：

气候区	植被类型	符号
高湿地	雨林	A
湿地	森林	B
亚湿地	草地	C
干草原	半旱性植被	D
荒漠	干旱植被	E

图6-2 如果地球表面是均一的，没有不规则的陆地和海洋，那么大气环流和雨带将出现如同 (a) 倾视赤道，和 (b) 倾视北极。因为地轴倾斜，太阳射线直接照射在赤道地区比照在两极地区更多，因此低纬度地区较两极地区受热更多。在赤道上增热的空气膨胀，上升，流向两极。极地的空气总重量增加，形成地面高气压。同时赤道附近的空气向外流动，引起地面低气压。在气压梯度力的作用下，于是地面附近就产生从极地流向赤道的气流。地球从西向东持续地自转而造成风向偏转，阻止了原来的从极地逆向流向赤道的气流。因受这种偏向力作用，形成一系列风带，中断地面气流向赤道流动，上空气流向极地流动。如箭头所指，每个半球的三个大气环流圈。这种偏向力的作用也影响了降雨量。暗影部分是最大雨量分布区；无暗影部分是干旱区。

地球不是均一的。水面和陆面均不相等，阻止一些雨带的形成，这些雨带与在高纬，低纬，中纬度地区上升的气流相互有关系。陆地增热和降温远较水体迅速；海洋可起蓄热池的作用，大陆影响空气循环的类型。(c) 和 (d)，表示由海洋和陆地调节的降雨模型。另外，暗影是最大降雨量区；无暗影部分是干旱区。倾视赤道，由 (c) 中黑线形成的环圈是一般陆地区。它粗略地代表西半球上的北美和南美，以及东半球上的欧、亚、非三洲。(d) 倾视北极，在每一半球上大陆用卵形环圈代表。在北半球干旱区形成一个S形，中心在极地。(e) 和 (f) 是空气循环类型更演进一步。地球上雨量变动很大，从少于1英寸到900英寸以上。这种差异反映在植被类型上，植被本身又反映气候(引自U.S.D.A. 1941, Yearbook of Agriculture, Climate and Man)。

在每个半球上，气流分为三个环流圈。气流从赤道向上流动而形成一个赤道低压带。赤道空气冷却，本身失去湿气，下沉，这时气流已到达纬度 30° ，空气散失大量热而沉降，形成一个围绕地球的半恒久高压环流圈，以及通称回归线无风带。再增暖的空气，吸收湿气又上升。部分空气流向两极，部分空气流向赤道。同时，在两极形成另一

• 1 英寸 (in) [= 0.0254m]，下同。——译者注

环流圈，在南北方向上向外流，大约在纬度60°和流向两极的上升的温暖气流会合，在北纬和南纬60°形成一个半永久的低气压带。

陆地较海洋增热和变冷更迅速。因为地球的水陆分布差异，地球表面增热和变冷不均匀。在任何时候陆地都比海洋温度变化大得多。海洋起蓄热池的作用；陆地影响大气环流。冬季大陆西海岸较东海岸温暖，因为到达西海岸的空气已经越过温暖的海洋区。风和空气增温的相互作用形成永久性高压环流圈，通称大西洋和太平洋的亚热带高气压带；风和空气冷却产生低压环流圈，如阿留申低气压带和冰岛低气压带。夏季的月份中，高气压占优势，冬季的月份中，低气压更显著。

在夏季，季风、干风从内陆吹向海洋，冬季含有湿气的风则从海洋吹向内陆。还有具有气旋和反气旋前锋系统的气团移动。这些主要的空气环流在地球上空改变了气旋或云的类型。

这些环流类型和湿气状况影响森林，草地和荒漠的分布，植被本身也反映地球的气候类型（见图6-2）。

温度和地方风

大气持恒地流动，形成连续的风，但风对环境的影响变动很大。特别是地面附近的风，受地形高低，局部增热和变冷的强烈影响。

气团主缘或前锋移动，或地球上空一般气流循环引起的风为普通风。这种风与一个场所内由于温度差异形成的局部对流风形成对照。沿着海洋，大的内陆湖和海湾吹来的陆地和海洋微风是最熟知的这种风。

在山区地形差异条件下，地方风的变化十分复杂。山坡上，峡谷和谷底的空气增温差异，引起几种风系。山峪和峡谷中的空气增热面较大，白天比较暖和。入夜后，山谷有类似大的冷却面积，引起相反的状态。由此形成了空气日间沿着山坡而上升，夜间从山坡吹向谷地。日间山谷和坡上的风会合，从山脊逸出。傍晚，山坡荫蔽，山坡和山谷风即转向为由山顶吹向谷地。

地方风影响土壤水分和湿度，是造成地方干旱和森林火灾的一个重要因素。冬季暖风非常干燥，倘若土壤含水量低，或土壤水不能被利用，就会引起生理性干旱。风吹散叶周围湿润的空气，并且增加蒸腾作用。常绿植物，由于叶片丧失的水分较吸收的水分多，在特别干旱时，它们的叶片变成褐色。

强风盛行处，正常生长的植物变矮而且扩展，这是树线处植物的一种典型特征。多风的山顶上，矮小的垫状植物普遍具有均匀而密集的分枝。因为终年干旱，生长在该处的植物的细胞，不能增大到正常体积，因而使植株整个器官都矮化。植物受乾旱，冰粒袭击，沿海的盐水喷洒，茎的顶芽枯死。侧芽替代顶芽形成密集的垫状植物。

浅根质脆的树种，如柳，三角叶杨，槭都是易遭强风吹折和拔起的。生长在密林中的树木，经过伐木和自然损害，一旦暴露在强风下，最易遭风拔起。飓风等风暴席卷森林区，大面积拔根折树。

飓风等风暴也造成动物死亡，它把动物从居住地抛向别处。风是传播种子和小动物如蜘蛛螨，蜗牛的一种重要方式（Andrewartha和Birch 1954；Darlington, 1957）。

风对小的哺乳动物分布也能起第二位的作用。避风处聚积的枯枝落叶层和积雪都较

深，小哺乳动物栖身于比较裸露地为多（Vose和Dunlap, 1968）。

对温度的适应

环境温度随着昼夜和季节而变化。任何一个地区的温度因阳光、荫蔽、昼和夜而产生差异。土壤表面温度在阳光下较荫蔽处高30℃，白天较夜间温度可上升17℃。荒漠地区的昼夜温差可达40℃。海边潮滩在阳光下，温度可上升到38℃；同样潮滩若被海水淹没，几小时后温度下降到10℃。温度的季节变动可以很剧烈，在北达科他地区，每年冬季温度低到-43℃（-56°F），夏季高达49℃（120°F），年平均温度在5—9℃（36—44°F）之间。在西弗吉尼亚州东部山区，温变幅度从-37℃到44℃（-34°到108°F），年平均温度为12℃（54°F）。

在植物和动物中，抗极限温度的能力差异很大。在极限温度之上和之下，没有生物能存在。任何动物能抗御的最高温度约为52℃，在这样高温下它们能耐受并生长繁殖。在植物中，有些温泉藻类，当其它条件适宜时，它们能生存在73℃的高温水中（Brock, 1966），有些北极藻类在0℃处完成它的生命周期。温泉中的非光合作用细菌在90℃以上高温水中能活跃地生长（Bott和Brock, 1969）。

虽然植物和动物都经受和生存在同样的外部能量环境中，但两者对外界能量环境的反应有基本差别。植物不能主动回避冷或热的不利影响，它们的代谢所需热源是依靠吸收太阳辐射。

植物除了在种子萌发以及营养繁殖时，它的全部能量来自环境中的太阳辐射和热传导。植物以辐射，传导，蒸腾作用等方式散失热量，以保持自身的热量平衡。它们可借助于气孔开闭，叶形和叶位置的改变来控制蒸腾作用。

热影响植物的生理过程，尤其影响依靠温度的生理过程的速度诸如光合作用和呼吸作用。譬如在炎热的夏日，熾热阳光下的叶片进行光合作用时，叶温就嫌过高。温度下降到生长限界以下，虽然光合作用和呼吸作用还可以极缓慢地继续进行，但植物进入休眠。低温进一步影响植物，致使叶片和嫩枝中蛋白质沉淀与组织脱水。

在植物中，耐受极限温度的能力不同。植物生命周期中各个阶段的抗性程度也不相等。花比果实，叶片对低温更敏感，幼叶比老叶的抗性强。树木比草本受冻害更严重。通常，植物对耐受低温的适应性基础是原生质体。

动物对能量环境的感应比植物更复杂。动物不仅仅在自己的代谢中产生大量热，而且它们也能主动地寻求适宜温度和其它条件，即从生理上和行为上这两方面来控制自身的体温。

动物体温是吸热和散热的结果。虽然所有生物能连续产生热，然而每一个种产生热的数量和重要性赖于它在进化上专一的适应性而定。有些动物表现出传导热的高速度，产生热的低速度（一般低于2℃）。因此，这些动物利用热能源（太阳辐射，二次再辐射等），而不是代谢能。这些动物称为变温动物（能使自身温度改变），或者更适当地称为外热动物（依赖外界的热）。在变温动物能够耐受的温度范围内，它的代谢速度和耗氧随温度增加而上升。由于变温动物缺少任何维持体内温度恒定的装置，特别陆生环境的变温动物，必须依靠某些行为来控制体温。通常大部分水生变温动物经受温度变幅小些，它们在生理上和行为上对温度调节的能力比陆生变温动物要差一些。

一些动物，如大部分鸟类和哺乳动物，它们的氧化代谢速度相当高，但热传导能力十分低，它们的体温在本身氧化代谢过程中产生（体内生热作用）。这些动物称为温血动物或藏热动物。它们的耗氧随温度上升到一临界点而直线下降，临界点与环境温度无关。换言之，温度愈低，温血动物要消耗愈多的代谢能，以维持均一的体温。但是，在一定的温度范围内，需要维持体温的能量是最低的。温血动物处于周围温度条件下，借助于由丘脑下部调节的，一个严密控制的反馈作用来维持它的代谢速度和体温。这样一个系统的代谢值是高的。温血动物利用它们所氧化的能量80—90%来维持体温恒定。

有些动物防寒避热的一种方法是在环境对它不利时进入休眠。许多种昆虫像某些甲壳类、螨、蜗牛一样进入滞育，即一种休眠和停止生长的状态。这种状态包括卵，蛹或蛹等时期。滞育除了使动物渡过不适宜时期外，它还将一个种的生活周期与气候协调起来，保证生物活动时期与气候条件及食物供给配合一致，从而使发育迅速，生存者数量大。

有些变温动物处于极端温度时，也进入休眠状态。两栖类和甲鱼鑽入池塘底泥沼内，蛇爬进岩石山边石隙和洞中。它们保持停滞活动状态，直到天气回暖。冬季休眠称为冬眠；夏季休眠称为夏眠。

冬眠和夏眠不仅仅为变温动物所具有。这些现象也发生在几种温血动物中——特别是翼手目、美洲黄鼠、美洲旱獭、林跳鼠属等动物。像冷血动物休眠那样，温血动物休眠以降低代谢到一定程度为其典型特征，在每天沉睡时从未见到过的降低代谢水平。但两者是有差异的，将爬行类和两栖类动物置于寒冷处，这类动物体温转凉，是因为它们本身不能维持体温。变温动物因为变温系统转冷，其心搏率和代谢率下降。然而哺乳动物冬眠时，首先心搏率和代谢率减弱，然后体温下降。

大多数生物体都有明显的生存温度极限，在此界限外，它们就不能生长或繁殖。在生存适宜的温度范围内，生物体有一个维持自己生存的最适温度。生物体在整个生活周期中，或不同生理过程中，它所需要的最适温度不同。光合作用较呼吸作用所需温度要低些。不受寒冷激发，许多植物的种子不萌发，有些昆虫的卵和蛹不孵化或发育不正常。蛾类能生存在水温0—17℃范围内，但只在水温11℃以上才能繁殖。鳟鱼(Brook trout)在13—17℃时生长最好，但卵在8℃时发育最好。

温度和分布范围

许多有机体在其生活周期的某些发育阶段所要求的适宜温度不同。动物的某些种对温度的要求与另一些种的差别如此之大，致使这些动物不能共居在同样的区域内。某些生物，特别是植物，当其生存在低于最适宜温度条件下，它不能与周围生长的植物竞争，甚至其它条件都适宜，也不能生存。

当然，许多种的分布区，受它生活周期中最脆弱阶段，一般为繁殖期的最低临界温度所限制。在动物种的分布上，关于动物分布范围的温度限制性，有一个经典的例子是从四种金线蛙中发现的(J. A. Moore, 1949a)。树蛙在3月底水温10℃时繁殖，它的卵在2.5℃低温下发育。孵化期约60天。这种蛙的分布区在阿拉斯加和拉布拉多，较其它任何北美两栖类或爬行类分布更北。草蛙在4月末水温约15℃时繁殖，孵化期需90天。它的分布区北缘在加拿大南部。三种蛙中分布在最南部的是绿蛙，它在水温25℃左

右才繁殖，卵在33℃发育，这种温度对其他种蛙是致死温度。绿蛙的卵在温度上升到11℃以上才完全发育。绿蛙的分布区稍超出美国北方边界。

在植物中能找到许多例子，甜槭的北方分布境界为年平均温度1.6℃(35°F)的等温线。纸皮桦是寒冷气候种，分布区往北远至7月35℃的等温线。7月平均温度超过52℃地区，生长是罕见的。黑云杉的分布类型与其相似。它的南部分布区与纸皮桦接近，但它的最北境界7月平均温度33℃地区就十分罕见。在北美东南部，Loblolly松的北方分布界限是由冬季的温度和降雨量来决定的(见Fowells, 1965)。

水 和 湿 度

水是所有生命的基本要素。获得和储存水分的方式，已经显现出陆地生命的本性。在水内生活的方式，对水生生物有重大影响，由于水的异常重要性，因此对水和它的性质有必要进一步讨论。

水 的 结 构

由于水的氢原子和氢键的物理排列，液态水包含氧四面体的支链。水的物理状态是否是液态，气态，或固态，是由氢键形成或破坏的速度来决定。热能增加该速度；因为分子运动快，弱的氢键不能将分子连接在一起。液态水在温热状况，其氢键破坏速度与形成速度一样快。低温时，其四面体的排列几乎是完善的；水冻结时，几乎完全排列呈晶格，冰晶之间有相当大的空隙，因而密度降低。这就是冰为什么漂浮的原因。

当冻结水的温度上升时，分子排列变成疏松，扩散，形成不规则的间隙(因为氢键连续地破坏和再形成)和分子紧缩。温度上升愈高，分子排列愈弥散，直至整个结构(即氢键)破坏，水融化。水融化时分子紧缩，其密度一直增加到3.98℃。越过这点以上，分子的疏松排列意味着密度要重新下降。水的最高密度为4℃，这点对水生生物有根本的重要性。

海水的特性略有不同。海水(含盐量24.7%以上)的密度与含盐量有关，在大气压下，它的比重相当于等体积纯水的比重(比重=1)。0℃时，含盐量35%的海水的密度为1.028，海水温度愈低，它的密度越大，相反，温度愈高，密度愈小。海水没有固定的冰点。冰晶体开始形成的温度，因含盐量而不同。当纯水结冰时，含盐量高的水不冻结，冰点一直下降到最后冰晶与盐的核心体形成。

物 理 性 质

比热

当温度略为上升时，水就能储存大量热能。在这方面，只有氯，液态氢和锂能超过它。因此水被描写为具有高比热的物质，比热是使一克水升高1℃时需要的卡数。水的比热值是1。如池塘，湖泊，海洋中的天然水，提高1℃前必需吸收大量热。春季它们温度上升缓慢，同样，秋季冷却也缓慢。这样就能防止水生生境季节性大波动，并且调节

着局部地方或世界范围的环境温度。

潜热

水不仅具有高比热，它也具有最大的熔解热和汽化热，统称潜热，已知的物质在常温下是液体。水从液态变成固态前必须放出大量热，相反，冰逆转为液体时又必须吸收相当多的热。当两者均为 0°C 时，将一克冰逆转为液体，要供给80卡热。这与将一克水从 0°C 提高到 80°C 所需热量相等。

在各种温度条件下，空气和水之间的界面都产生蒸发作用。这里应该再考虑热掺入的数量；一克水在 100°C 时转变成一克水汽需要536卡来克服分子之间吸引。这和提高536克水到 1°C 所需的热一样多。蒸发时热能可来自太阳，水体本身，或周围的物体。蒸发时要消耗热量，相反，在凝结时也要放出相同的热量。这种现象在世界范围的气象循环中起着重要作用。

粘性

水的粘性也是高的，这是因为氢键中含有能量。假若我们想像或观察液体流经一节玻璃管或一条透明塑料管，粘性就能被觉察。流经管子的液体仿佛显示出它包含一系列的一个盖在另一个上的同心层。中心流速最大，近管壁两侧因为层之间内部摩擦，流速下降。这种现象在沿着等宽堤岸的小溪或河流边侧也能看到。沿着堤岸的水接近静止，中心流动迅速。层之间的阻力称为粘性。

侧面或薄层粘性又因另一种类型复杂化，如涡流粘性，水团从一层转到另一层，这样造成从水平上和垂直上相互干扰。涡流的生物学意义要比层流粘性大许多倍。

粘性是物体在水中流动产生摩擦阻力的原因。由于这种阻力比空气的阻力大100倍，动物在水中游动必须消耗大量机能。鱼体外表的粘液层可以减小表面阻力。流线型也起同样的作用，实际上有些水生生物的体型在水的粘性强烈作用下已经进化。水生生物在水中游动愈快，其表面的压力愈大，在一定的时间内，必须排去的水的体积就愈多。游动物体后推动的水又能对躯体增添附加作用。相反，一只流线型体型的动物具有短而圆的前躯，急速尖细的后体，它在水中的阻力最小。这种流线型的最典型者是鲸精子。

表面张力

在相同物质的所有基质颗粒间彼此是相吸引的。水也不例外。表层之下的水分子被其它分子对称地包围着。分子每边吸引力是同样的。但在水的表层，分子又处于不同条件。在水表层之下，相同的水分子强烈地相互吸引形成半月形。在水表层之上，空气的吸引力小得多。由于表层之上的空气掺入液体，液体表面尽可能的缩小，紧缩得像一个膨胀的橡皮气球。这就是表面张力。它在水生生物的生命活动中是重要的。

水面能够支持小的物体和动物，例如我们可以在池塘表面见到龟蝽和水蜘蛛。表面张力对另一些生物又是一个界面，决定着它们是否适应钻进界面下的水中，或露出水面进入空气。对有些动物而言，水的表面张力大到不会破裂；有些水生生物掠过水面觅食或产卵时，能避免陷落。昆虫在水面急速辗转时，我们可以觉察到表面张力。蜉蝣目和毛翅目的成虫意欲露出水面时，表面张力对它们来讲是一个障碍。这些昆虫缓缓停留在

水面上，易被鳟鱼捕食。

表面张力对所有生物的各方面都是重要的。它是液体流经土壤孔隙和植物输导系统时的一种牵引张力，水生昆虫和水生植物在进化过程已经发生了这种结构上的适应性，防止水进入水生昆虫的气管系统和水生植物的气孔，及其内部气隙。

生态系统内的湿度关系

生态系统中湿度的关系与降雨密切相连。年平均降雨量受地形和大气流动的影响（见图6-3）。沿着北美东西海岸的山区，受远洋跨越大陆的风干扰，同时截留风中含有的水汽。由此而形成山区迎风面湿度过量，背风处局部和区域性的阴雨。

雨量的季节分配比年平均降雨量更为重要。一个地区全年降雨量为50英寸，与同等雨量而集中在几个月中降落的地区的景观很不相同。后一种情况为典型的热带和亚热带气候，生物将面临长时期的干旱。湿季和旱季相互交替，影响生物的繁殖和生活周期，犹如在温带地区光和温度对生物的影响一样。

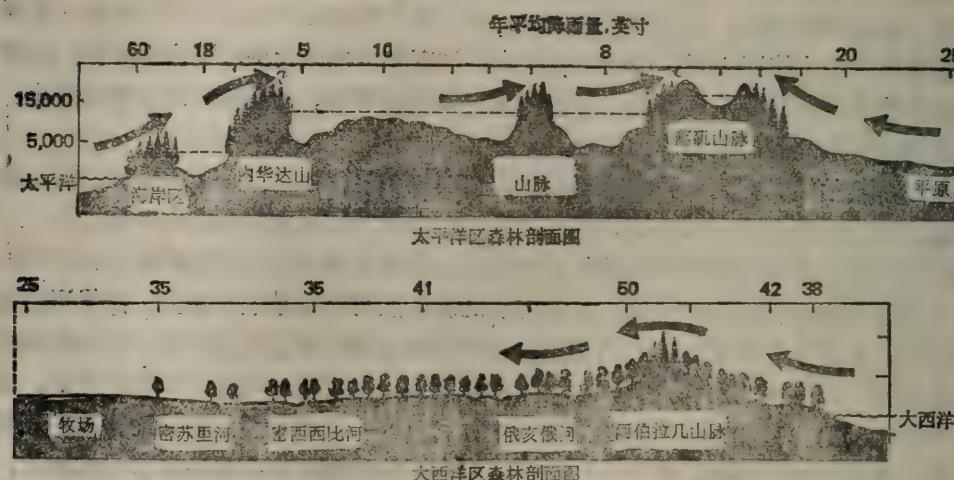


图6-3 湿润的气流对沿着北纬39°东部和西部森林分布的影响(引自U. S. D. A. 1941年, Yearbook of Agriculture, Climate and Men)

空气中的水汽含量常以相对湿度表示之。相对湿度的百分比与一定温度下空气中所含水分有关。当空气温度上升时，相对湿度下降（空气水分含量是相当长时间恒定的），因为温暖的空气较冷空气能容纳更多的水分。相对湿度下降时，水汽压亏缺（即饱和时的水分压和空气实际气压之间的差异增加），明显加速蒸发。

从一地到另一地，因地形不同，在24小时之内相对湿度都有变化。通常白天相对湿度低，夜晚相对湿度高。湿度的日分布，山谷中较大，海拔高处较小。露点形成也是同样情况，白天随着海拔高度增加而温度下降，相对湿度山顶比山谷大。入夜开始变冷，随海拔而引起的温度变化发生逆转。冷空气顺坡而下集聚在坡底。夜间若空气再进一步冷却，空气中的水汽达到饱和，早晨将出现雾和露。湿度上的差异使山坡上产生不同类

型的植被。在太平洋沿岸山脉的斜坡上的植被最为明显。

面临的湿度问题

湿气过高或不足都会危及生物，但是有机体面临极端湿度时，它能以这样或那样的方式去适应。就植物而言，这种方法包括离子级差扩散，通过细胞膜进入根，还能借助细根毛利用土壤中除吸湿水以外的全部水分，它也能关闭气孔，卷曲叶片以减低蒸腾作用。动物的适应能力更为复杂。一种近乎普遍的机制是利用排泄系统，控制体内水分和废液的排除或储存。在水生环境中，有机体维持本身与环境之间的水分平衡，不会成为一个尖锐问题，除非水位波动或水盐渍化。水生生物通过调节本身渗透压，维持它们的水分平衡，关于这方面的细节在此省略。两栖动物具有能透水的皮肤，它利用渗透作用透过皮肤吸收水分。由肾产生的水分流到膀胱被储存起来。陆生动物通常从三条途径取得水分和溶液：饮水，食物，食物代谢中的水分。并从尿，粪，呼吸和皮肤蒸发排出水分。如果动物不发生脱水，它们的水分吸收和消耗应该平衡。

只有在两种环境即海洋，盐渍环境和荒漠中，水分通常成为一个问题。前者是生理性荒漠，在那里盐集中在生物体外，通过渗透作用，使生物脱水。后者，那里严重缺水。有趣的是在不同环境中的许多生物克服了与上述类似的问题。

有机体通过各种方式渡过旱季，或生存在干旱地区。在廿一章中将讨论沙漠地区植物和动物如何去适应水分的缺乏。湿度大的地区的植物，以落叶减少蒸腾渡过冬季生理性干早期存活下来。芽和枝条上分泌蜡质，也能帮助减少水分丧失。植物以卷叶，反卷叶，或折叠叶片，缩小暴露在阳光下与干燥空气中的叶单位面积。天气长期干旱引起土壤干燥，使植物生长缓慢，造成植物顶枯或整株死亡。受干旱损害的植物，易遭昆虫侵袭，并且容易着火。干旱也能影响植物群落组成。例如Weaver和Albertson (1956)发现在1933年—1939年平原干早期，野牛草的个体生长矮小，稀疏，甚至完全从一些分布区消失。格兰马草群丛抗旱性较强，决不会被旱死，有的植株存活下来。1940—1942年干早终止，野牛草对水分迅速感应，很快成为优势植物。

许多动物在旱季进入休眠状态。有些无脊椎动物如扁虫，在夏季干早时，匍伏池内，外被囊。另一些水生生物和半水生生物钻进土壤深层，直至达到地下水位。还有一些生物以夏眠方式渡过旱季。许多昆虫进入滞育，如同它们遭受不适宜温度时所采取的方式。

湿度也影响一些昆虫的发育速度，甚至生殖能力。如果空气太干燥，有些螟类等昆虫的卵停止发育。湿度适宜时，若虫发育最快。有些昆虫在适合的相对湿度时的产卵数，比高于或低于这个相对湿度都更多。

水过剩与缺水同样有害。水位高致使浅根树易遭风拔，也容易受到干早和霜冻损害，在长期汎滥地上，陆生植物，特别在生长季，它们将死于根部缺氧。海狸造成的汎滥区，树木常常处于缺氧状态。大雨和长期潮湿，致使大批哺乳动物和鸟类溺死，或因裸露，寒冷致死。过分潮湿和多云天气造成昆虫，若虫死亡，妨碍昆虫受精，并使寄生真菌、细菌和病毒在植物和动物中蔓延流行。

湿度和植物分布

湿气多寡对植物在地理上的分布与区域分布有重要影响。例如北美香柏 (*Thuja plicata*) 和异叶铁杉 (*Tsuga heterophylla*) 生长在北美西部，年平均降雨量约32英寸的地区 (Little, 1971)。湿度对植物群落的局部分布的影响，可以用中部平原的草地植被来说明。Dix和Smein (1967) 对高草原，草甸和沼泽植物研究后，将土壤划分为十种排水等级；从大量排去水的土壤到长期滞留水的土壤。他们确定了每种排水等级土壤上的指示植物，然后将植被纳入与排水等级相应的6个单位（见图6-4）。高原分为

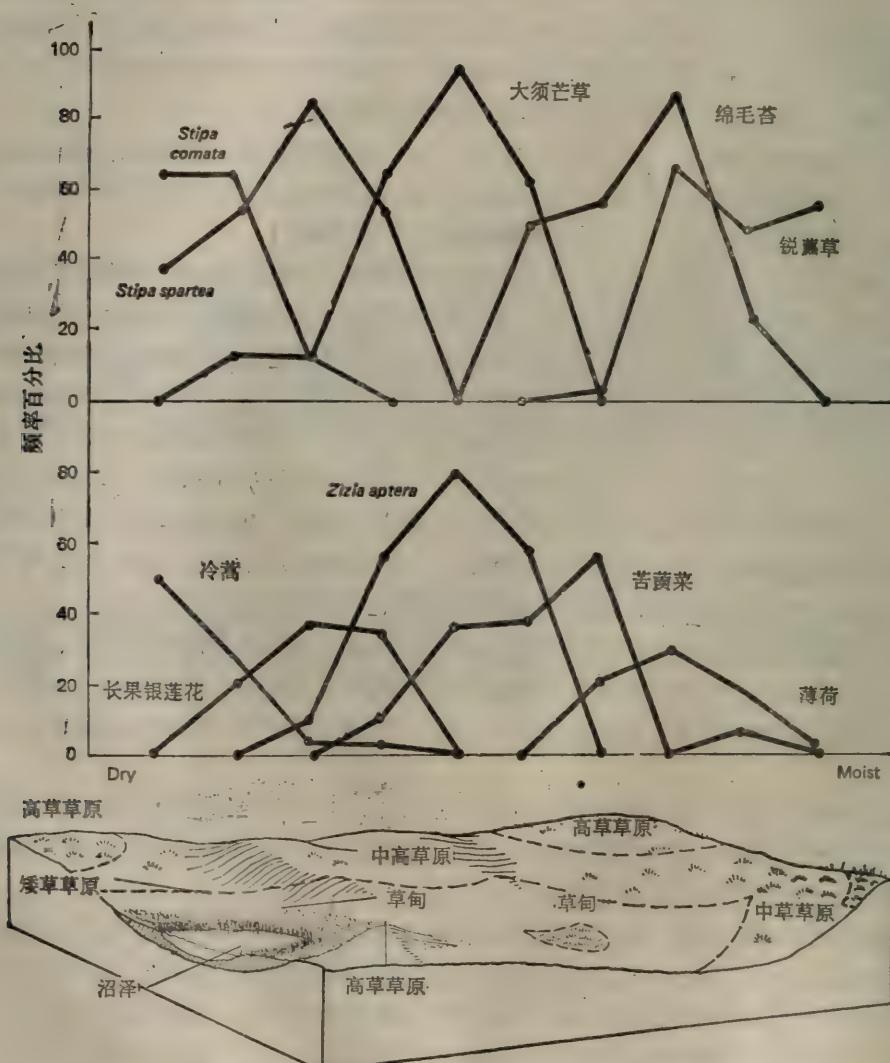


图6-4 草原植被形成一种受地形和排水状况影响的镶嵌分布。下图是北达科他州景观的分区简图，表示植被单位的相应位置。高地：高草、中草和矮草草原。低地：草甸和沼泽。上图表示沿着排水梯度被选择的种的分布曲线。过量排水的高草原（引自Dix and Smeins, 1967）。

高草原，中等草原和低草原。低地分为草甸，沼泽、栽培衰退地。高草原主要为大量排水地区，以缨针茅 (*Stipa Comata*)、冰草属 (*Agropyron*) 和长叶沙茅 (*Calamovilfa longifolia*) 组成的植物群落为特征。中草原被认为是演替顶极群落或真正高草原，以大须芒草 (*Andropogon gesardi*) 和小须芒草 (*A. Scopasius*)，豪猪草 (*porcupine grass*) 和草原鼠尾粟 (*Sporobolus spp.*) 占优势。在中湿土壤上的低草原，以大须芒草、小须芒草、垂假高粱 (*Sorghastrum nutans*) 和乱子草 (*Muhlenbergia spp.*) 为其特征。低地土壤，排水缓慢，水位是在大多数植物根系范围内，特征性种有蕓草属 (*Phalaris spp.*)、苔草 (*Carex*)、和羊茅犹冰草 (*Stolochloa festucacea*)。潮湿土壤上的草甸，以北方拂子茅 (*Calamagrostis inexpansa*)、绵毛苔 (*Carex lanuginosa*) 和荸荠 (*Eleocharis spp.*) 占优势。持久滞留水的沼泽内生长有芦苇属 (*Phragmites*)、香蒲 (*Typha spp.*) 和锐藨草 (*Scirpus acutus*)。栽培衰退地生长着穗状灯心草 (*Spikerush*) 和泽泻 (*Alisma spp.*) 植物集群。

虽然每一种排水等级土壤上都生长着一种典型的植被群落，但是没有一个种唯独伴随另一个种。每个种有它自己适宜的排水要求，相互都是独立存在的。在任何生境上，排水等级都影响优势植物组合（见第八章）。因为这样，每一个植物群落都与其它群落混合。只有在排水状况明显变化，非常不利时，这种群落混合才明显中断。

土壤水分同样影响落基山北部木本植物的分布。在爱达荷北部温暖干旱低地土壤，夏季干旱时土壤上生长的植物有爱达荷羊茅 (*Festuca idahoensis*) 和雪果 (*Symporicarpus spp.*)。当山坡上部土壤水分增加时，黄松 (*Pinus ponderosa*) 和花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 替代了原有植物；在山坡中部，巨冷杉出现，以及西方红雪松，异叶铁杉 (*Tsuga heterophylla*) 和落基山冷杉 (*Abies lasiocarpa*)。在南坡上部的土壤如同低地土壤那样干旱，白草和爱达荷羊茅代替了木本植物 (Daubenmire, 1968a)。

温度和湿度的相互作用

在陆地环境中，温度和湿度紧密地相互作用；温度和湿度在很大程度上决定着一个地区的气候和植被的分布。在高温或低温时，低湿条件更显得极端。相反，湿度影响温度的效果，这个事实是每个人都能体会到。空气湿润，尤觉寒冷。当相对湿度大时，高温更应引起注意。

月平均温度与相对湿度，或降雨量可以绘出曲线，构成气象图，显示出一个地区的气候组成图（见图6-5）。将月平均温度，平均降雨量，或相对湿度标在横坐标与纵轴上，然后将一年的12个点连成一个不规则的多边形，比较各种图象之间的差异和相似性。用这种方法比用图表比较气候容易许多。这种气候图用作对照和比较地区之间，年之间气候的差别。常常以此而决定在一个地区是否适合驯化外来动物，特别是狩猎鸟类。

植被的东西带形分布，对湿度分配格局的依赖性较温度更甚。如果北美的植被分布仅仅由温度控制，那么植被东西走向的带将是均一的阔带。但是植被带形分布只有在最北部（冻原和针叶林）才是这样。往南，植被分布是受降雨和蒸发控制，温度对蒸发的

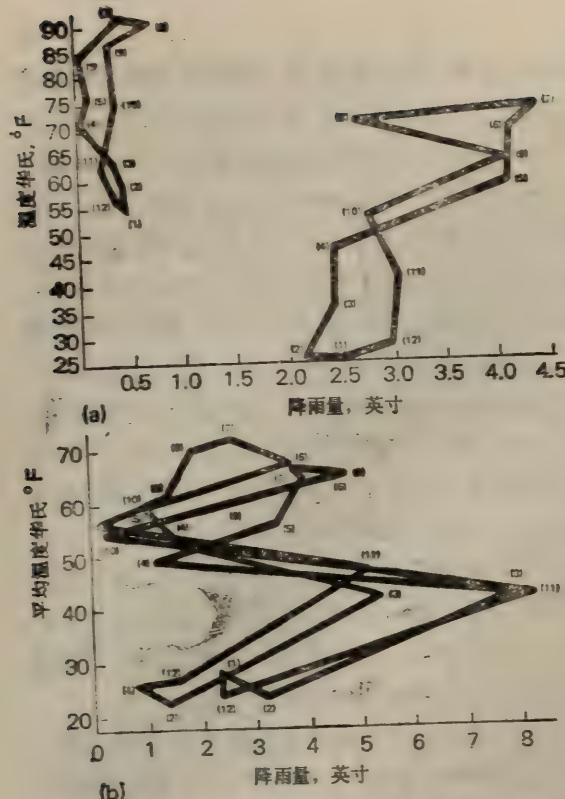


图6-5 温度—湿度气象图。(a) 比较两个差别很大地区的气象图，荒漠和东部落叶林。注意热而干旱的气候与东部凉爽温带潮湿气候，在图解上有何不同。这些十二个边的多边形图象，展示了温度和湿度条件，也可以比较各种条件。（日期：1941—1950，尤马、亚利桑那和奥尔巴尼、纽约的平均温度和降雨量。）(b) 比较西弗吉尼亚阿巴拉契亚山脉雨影坡和多雨坡两种条件的气象图

影响很大。由于可利用的水分从东到西逐渐减少，植被类型也相应地变化，呈南北走向的带形分布。沿着海岸两边的湿润地区生长着自然森林植被。这个带在东部最宽。东部森林区往西是亚湿带，那里降水量较少，蒸发较高。降雨量与蒸发之比为60—80%；地上为高草草原。除此以外为半干旱地区，降雨量与蒸发之比为20—40%；这里为矮草草原。从这里再往西，以及山地背面是荒漠。

山区东部和西部的植被带反映垂直高度梯度上的气候变化（见图6-6）。这些带重现纬度上植被分布的类型。通常山脚平地上的植被带具有这个地区的气候特征。平地往上，海拔高度增加，温度也大些，随海拔高度增加温度则下降。森林植被从落叶林过渡到针叶林。再往上为亚高山带，分布着针叶树木，这种类型比山地其它种植物更适应严酷的气候。最上是高山带或冻原带、气候寒冷多云。在这里树木为禾草、苔草、矮小丛生植物所替代。高山和亚高山之间，矮化林

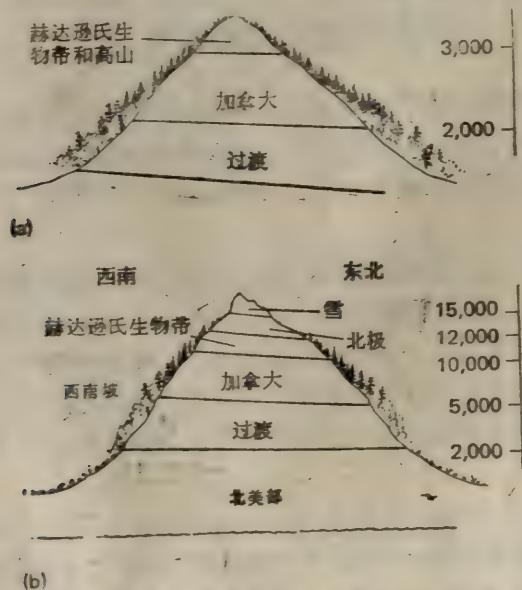


图6-6 山地垂直高地上带形分布。(a) 纽约阿的伦达克山脉中马息山。山坡下部森林是过渡类型的，主要包括北美针叶林。山坡中部森林是加拿大的，树种有纸皮桦、云杉、胶冷杉。山坡上部是赫达逊氏生物带和高山带，以矮云杉、柳属与欧石南属为其特征。(b) 在阿巴拉契亚山南部；栎属与山核桃属代替北部阔叶林，北部阔叶林代替云杉，云杉代替柳属植物

木生长地带，分布着高山矮曲林。山顶峰终年冰冻和积雪。

光

光从两方面影响生态系统：一方面它影响光合作用活性，另方面它影响动物和植物的昼夜和季节性活动方式。

光 和 植 物 活 动 性

光的影响取决于它的强度，性质和持续时间。在光饱和点之下，植物叶片光合作用速率随着光强度增加而直线上升，光饱和点通常为太阳光全光的1/10至2/10；在饱和点以上，光合作用速率保持不变。但是光合作用过程的效率，随着光强度增加而直线下降。因此，叶片暴露在全光下，利用光能的效率并不高；光能利用最多也只有5%。在低光强度下，光合作用速率低，但光利用效率增加，可以达到20%（Bonner, 1962）。不言而喻，这个事实意味着在高光强度下，植物产量可能会下降。实际相反，光强度愈大产量愈高，因为这样可以有更多的光达到下部叶子，甚至达到叶片内下层的叶绿素上。

植物不再能以足够的光合作用来维持自身时的光强度称为补偿点，在这种光强度下，光合作用和呼吸作用达到平衡，植物刚好能补偿昼夜呼吸时消耗的物质。少数绿色植物能生存在光强度低于全光1%或100米烛光的条件下。

有些植物较别的植物耐荫。甜槭，白扁柏，铁杉属能够在密林树冠低光强度下生存，但它们在那里生长不正常。在水生环境中，光的穿透能力受碎粒或生长的浮游植物所造成的浊度影响。光促进密集在水表面的浮游植物生长，浮游植物阻止光透入水的深层。这样也限制了具有根系的水生植物生长。

可见光透入水层，在水深度从0.1米至100米，愈往下愈限制在一个很窄的波长约为0.5微米的蓝光波段。这就是为什么深水和明澈的湖水看上去是蓝色的原因。实际上蓝光被过滤，剩余的绿光被叶绿素吸收得很少。有绿光的水层为红藻所占据，因为这些植物具有互补色素，它们能利用绿光的能量。

昼 夜 和 年 周 期 性

昼夜交替，四季变更，群落中季相具有节律性，是每个人都熟悉的。黑暗结束，鸟鸣破晓。蝴蝶，蜻蜓，蜜蜂开始奔忙，鹰外出捕食，花栗鼠和树鼠开始活动。黄昏时，光线消退，白天活动的动物休息，睡莲闭合，夜出动物显现。狐狸，浣熊，鼯鼠，猫头鹰，蛾接替白天动物的活动场所。季节交替，昼长相应改变，一些生物的活动也与其相呼应活跃起来。春季候鸟迁移，启动了许多动物的繁殖周期。秋季，温带树木开始休眠，昆虫和草本植物消失，候鸟飞回南方，冬季访客来到。地球围绕太阳转动推动这些节律。地球绕着地轴自转造成昼夜交替，地轴倾斜，围绕太阳一年的转动产生季节变化。

昼夜周期性：近似昼夜节律

由于生命在昼夜交替和季节变更影响下进化，植物和动物必然有一些节律或类型与

它们环境变动相协调。若干年来，生物学家对生物24小时活动的节律很感兴趣，包括植物中叶片和花瓣昼夜垂，昆虫从蛹中羽化，动物苏醒和睡眠（图6-7）。生物学家曾经认为这些节律性完全是外在的，有机体仅仅对外部刺激诸如光强度，湿度，温度和潮汐等反应。但是实验证明这个答案不完全。

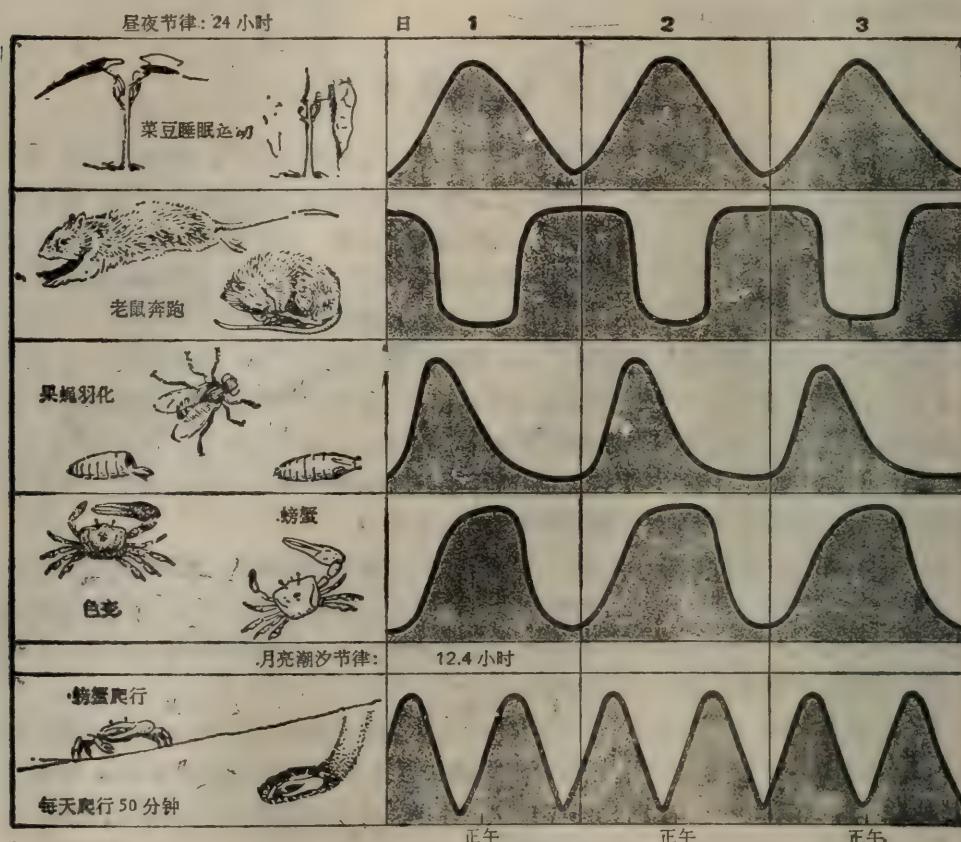


图6-7 用实验证明在实验室恒定条件下，生物维持节律现象的实例，图表说明本性固有的节律与外界自然环境的相互关系 [Redrawn引自F.A.Brown, 1959, (Living Clocks), Science, 130, 1537]

黄昏时，在北美森林里从树洞中出现一种飞鼠，身上皮毛细柔，眼睛大而黑。向下跳跃滑翔于长斜坡上时，它于伸开的两腿之间展开宽膜，以保持自身平衡。用它的尾巴当作舵和闸，向上短促地，以优美姿态猛扑至另一树干。这就是美洲飞鼠 (*Glaucomys volans*)，是树鼠中最普通的一种。因为它的夜出习性，所以罕为人见。除非受到惊扰，它在白天从不出来。只有黑暗降临时，它才进入森林世界；破晓时首先回窝。

如果将飞鼠带回户内，置于人工的昼夜条件下，它仍然保持黑暗时期的活动，有光时间不活动。不论是将它们置于12小时光照与12小时黑暗，还是置于8小时黑暗与16小时光照条件下，飞鼠活动总是在黄昏后不久开始。飞鼠从一天到另一天的活动形成24小时周期。它开始活动的时间与日落时间相关连，这点证明光对飞鼠活动起着控制作用。

但是用飞鼠显示光周期现象（对光和黑暗的反应），的确不是那样简单。有比

因黑暗到来这种动物就开始活动更为复杂的现象。如果将飞鼠放在一个恒定黑暗的环境中，它仍然保持逐日相对恒定的活动节律 (DeCoursey, 1961)。一但任何外部时间暗示因素完全缺少时，飞鼠的活动节律就要偏离光-暗交替条件下的24小时的周期性。在恒定黑暗条件下，日活动周期从22小时58分，改变为24小时21分，平均少于24小时（大部分习惯是23小时50分和23小时59分）(DeCoursey, 1961)。在任何人为条件下，保持活动周期的时间长短是个体的特征。因为平均周期偏离24小时，个别飞鼠逐渐脱离自然条件下昼夜变化的时期（见图6-8）。如果把同样的动物放在连续光照下，对于夜出动物这是一种很不正常的条件，它们的活动周期延长了，可能因为这种动物企图避免在光下活动而尽可能推迟它们活动的开始时间。

到目前为止对飞鼠和其它种类生物，包括对人的研究结果说明，全部生物在自然条件下都具有24小时周期的活动节律。另外将动物置于实验室，在恒定的光、暗和温度条件下，没有任何外界时间的暗示，它们仍然保持接近24小时的活动节律。这些活动节律是接近的，但很少与地球自转的周期完全吻合，所以称做近似昼夜节律（来自拉丁文 *Circa* 近似于 *die*, 日）。从一天开始活动时至下一天开始活动时，近似昼夜节律的周期被认为是自动运转，换句话说，在恒定的条件下，表现为自身节奏的周期幅度。

因此许多植物和动物受两个周期性影响：大约24小时内生理的近似昼夜节律和精确的24小时外界环境节律进入同一阶段或同步化，这时环境的“时钟校对者”必须训练内在节律配合外界节律。温度和光是最明显的时钟指导者，暗示者，使同步者或同步器 (Aschoff, 1958)。两者之中，光是同步器的操纵者。光使许多生物体的近似昼夜节律与外界环境24小时中的光期同步化。

生物的活动节律显示出与光暗周期相配合。在自然环境中和人为的昼夜条件下，飞鼠都能使昼夜活动周期与光暗周期中专门的时相同步。DeCoursey的一系列实验证明了这一点(1960a, 1961)。将飞鼠放在持续的黑暗条件下，直到它的活动的近似昼夜节律不再与自然环境配合。然后训练它们偏离原有的自由运转周期并适应另外光暗周期。如果在动物固有的黑夜给以光照，飞鼠开始活动时间相继延迟，延迟的程度继续增长直至动物节律与光暗变化达到稳定才发生同步（见图6-9）。如果在固有的黎明或黑暗时期结束时给与光照（当动物活动期即将结束时），这样引起黄昏时期活动提前，如果在动物不活动时给与光照，动物不受影响。不必要将飞鼠放在整个光暗周期中，

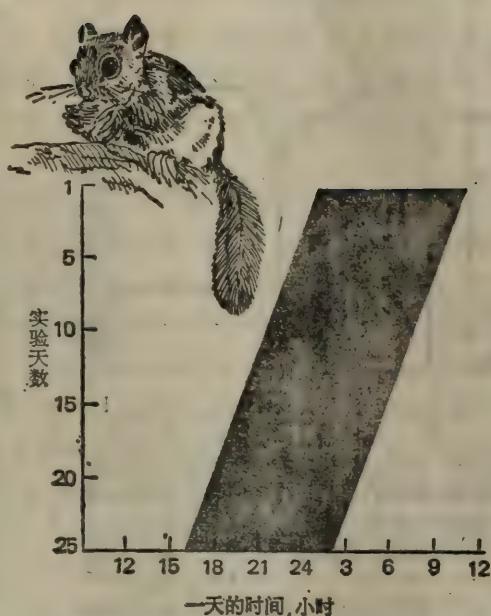


图6-8 一只飞鼠放在20°C连续黑暗条件下25天，它的活动节律中周相移动 [摘自P.J.DeCoursey, 1960, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 25: 51]

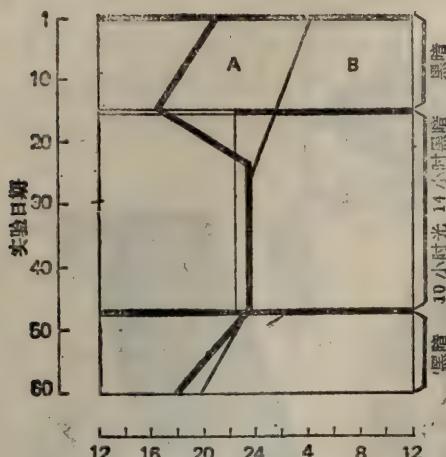


图6-9 飞鼠活动的近似昼夜节律在低于24小时恒定黑暗条件下，及10小时光照，14小时黑暗条件的同步性图解。飞鼠A，在固有黑夜给与光，活动逐渐延迟后完成同步化，活动开始在光暗变化后不久被稳定。飞鼠B，在固有白天给与光，自由运动时期继续不变，直到活动开始时间移动与黄昏光变化相反。这点阻止因光照延迟，移动提前。再把飞鼠放回恒定黑暗条件下，活动开始继续向前移动 (Redrawn from P.J. DeCoursey, 1960 Cold Spring Harbor Symposia on Experimental Biology, 25: 52)

dsley-Thompson, 1956, 1960)。在有些动物中间，生物学环境甚至比物理学环境对活动节律影响更大些。鹿若不受人类干扰，可能在白天活动，但是由于人类狩猎和干扰，鹿改变成夜出活动性强的动物。食肉动物的觅食活动与它们所要捕食的动物的活动节律有关系。蛾和蜂采蜜正值花朵开放和提供蜜源时。花朵开闭节律必定与昆虫对其授粉的时间一致。这种活动节律的时相与自然光暗周期配合，对一种生物来说，意味着它对24小时时差的调整更简单。更为重要的，植物活动与时间的配合，与动物活动对昼夜周期的配合，在某种意义上讲，是一个种的生态学。

生物具有能与环境节律配合的近似昼夜节律，这种特性使植物和动物可以作为一个生物钟，生物钟可能是细胞结构内的一个部分。因此有机体不仅能用它测定一天的时间，而且也能用生物钟测时。如前所述，生物钟不是一个简单的砂漏或跑表。生物钟不会因给与黎明信号就开动，而给与另一信号如黑暗就停止，然后对另一信号再开动。生物钟是持续地走动和摆动的，但它必须由环境信号调控或校正。24小时中的光期可能是环境信号的特征。昼和夜的环境节律是信号，根据这些信号，生物钟校正每天的局部时间。

年周期

由于季节变动，白昼和黑暗的长短也发生了变化。动物和植物的活动是与昼夜的季节节律相吻合的。飞鼠每天黄昏开始活动，全年维持这种相互关系。当冬天短暂的白天为春天较长的白天所代替时，飞鼠每天开始活动的时间稍往后延。鸟鸣破晓，但是光必须达到一定强度时鸟才歌唱，并且因种而异。

去导致活动节律的时相移动。只要在飞鼠光敏感期给与十分钟光照，就足够致使自动运转活动时相移动。(DeCoursey, 1960 b)。

光和暗可能是控制生物近似昼夜活动节律时相的同步器，但是节律与环境的其它因素的关系可能更直接，从生态学上来讲这些因素比光和暗每秒钟对生物的影响更重要。例如从白天到黑夜，伴随着湿度上升，温度下降等环境变化。木虱、蜈蚣、千足虫整天躲藏在石块、树木和叶片下，那里的环境经常是黑暗而又潮湿，如果它们暴露在干燥空气中，迅速失去身体中水分。黄昏时，空气湿度适宜，它们才出现。这些动物通常是生活在黑暗中的时间较长，因此表现出避光趋向增加。另一方面，它们对低湿度感应强度随着黑暗而下降。这样它们夜出活动所占据的地方，在白天对它们就太干燥，所以当光出现时，它们很快就退避到黑暗藏身之地(Clou

鸟鸣伴随着繁殖周期到来，与相应的季节类型有关。大部分鸟类的生育季节在春天，配偶季节在秋天。小溪里的鳟鱼产卵在秋天；硬鳞类鱼和大翻车鱼产卵在春末和夏季。延龄草和堇菜属植物在早春开花；这时森林树叶尚未展开，有充足的阳光到达森林地表。女莞和一枝黄花在秋天很快地开花。温带大部分动物和植物的繁殖期，与各季节昼长改变或光期改变有关。

植物和动物的光周期现象 根据植物对光期的反应，可将植物划分为短日照植物，长日照植物，中日照植物。中日照植物开花，不受日照长度影响，而是受年龄，芽数量，低温处理等因素的控制。短日照植物和长日照植物受日照长度的影响（见图6-10）。光期达到一天24小时中的某一段时间，这段时间能够抑制或促进光周期感应。对感应起决定作用的光期长度称为临界日照长度。各种生物的临界日照长度各不相同，但是一般在10—14小时之间。在一年整个期间各种植物（以及动物）的临界日照长度都“参照”实际的昼或夜的长度。实际的昼或夜长度刚比临界日照长度长些或短些，植物便可以开花或停止开花，只扩大叶片或伸长茎。短日照植物是这样一类植物，它们的开花受日照长度短于临界日照长度所刺激。长日照植物是那样一类植物，日照长度大于临界日照长度时促进它们的开花。长日照植物通常在晚春和夏季开花。

在美国南部的棉田里有一种棉红铃虫，即一种很小蛾子的幼虫。这种幼虫除了刚孵化出的几小时外，它的一生都在花芽或棉铃中渡过。在第四个幼虫蜕变期昆虫进入滞育，停止生长，进入越冬期。在8月底滞育开始，直至9月21日快到秋分时，正值昼和夜相等，或夜较昼稍长些，这时滞育的幼虫数量明显增加。冬末，当昼开始变长，昆虫从滞育中复苏并继续生长。从滞育中羽化到达羽化高峰是在春分刚刚过后，这时昼比引起滞育时稍长些。

当棉红铃虫被置于实验室的光暗条件下，只有在一天24小时中光期是13小时或更短时，昆虫才进入滞育（Adkisson, 1964）。如果将幼虫置于光期是13小时25分，昆虫滞育受阻。昆虫测时是如此精确，以致一刻钟光期的差异就决定昆虫能否进入滞育。在14小时光期条件下，滞育终止最迅速，12小时和16小时光期条件下次之。因此对于棉红铃虫，晚夏和秋天白昼变短，预报冬季到来，要求滞育；冬末和早春白昼变长是昆虫恢复发育、成蛹、羽化成虫和繁殖的信号。

对许多种类鸟的实验已经揭示繁殖周期是受外在的昼长变化的季节节律，和内在的近似昼夜节律调节的生理感应所控制。近来对鸟生殖腺的研究已经发现，在育雏季节后，鸟的生殖腺自然退化。这就是不应期即光不能诱导生殖腺活动的时间，不应期持续的时间受昼长所控制（见Farner, 1959, 1964; Wolfson, 1959, 1960）。短日照促进

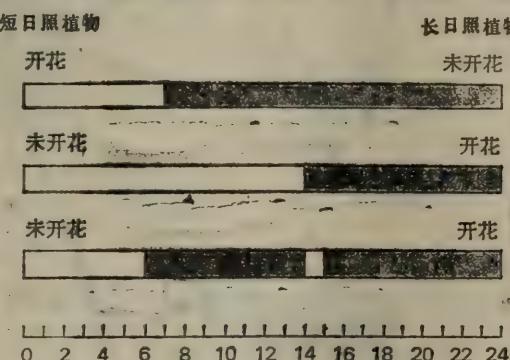


图6-10 受光期影响的长日照植物和短日照植物的开花时间。植物置于昼夜长条件下，促进短日照植物开花，长日照植物开花则受抑制。当白昼延长时，促进长日照植物开花，短日照植物开花则被抑制。如果短日照植物和长日照植物的暗期被间断，它们的反应仿佛是暴露在长日照下，长日照植物开花，短日照植物不开花

不应期终止，长日照延长不应期。不应期终止后，进展期间始于秋末和冬季。在这个期间鸟变肥，迁徙，繁殖器官的体积增大。将鸟置于长日照光期条件下，可以加速这个过程。进展期结束，鸟进入繁殖期。鲤鱼、鲦鱼（minnow）具有相似的光周期感应（Harrington, 1959）。

光周期现象的季节周期影响许多哺乳动物的生育周期（见图 6-11）。飞鼠有两个



图 6-11 白尾鹿的季节周期是从秋季繁殖季节开始的。白尾鹿的年繁殖周期是与不断减少的昼长协调一致的

产仔高峰，第一个高峰在早春，在美国东北部通常是4月，第二个高峰在夏末，通常为8月。飞鼠要在4月产仔，必须在1月和2月具备产仔条件。Muul (1969) 在实验室内研究内生殖腺发育对光期改变的感应。他发现飞鼠在昼短夜长的1月，睾丸下降进阴囊（非生育条件下，飞鼠的睾丸在体腔内）。白昼缩短，促进睾丸下降。实验飞鼠放在自

然光期条件下，与野生飞鼠在缺少温度暗示下，同一时间进入繁殖条件和产仔。动物渡过夏季最长光期后，睾丸退化并维持在光期下降条件下。如果光期非季节性的加速缩短，结果动物最短光期提前两个月到来，接着光期增加，睾丸下降提前两个月。

因此，当光期从11小时增加到15小时，飞鼠的雄性睾丸下降，同时雌性排卵，光期缩短，排卵停止，睾丸退化。

飞鼠在秋季储存食物的行为也受光周期的控制 (Muul, 1956)。飞鼠在实验室中，给与季节光周期和恒温控制，储存食物活动的强度与生长在自然条件下的飞鼠一样。飞鼠经受季节温度和光期控制在白昼15小时的条件下，整个冬季都没有强烈的储存食物活动。8月份光照减少到12小时，飞鼠储存食物活动明显增加。另一组飞鼠在恒温和光期控制为15小时白昼，12月中旬光期减少到12小时，一周内这组飞鼠的储存食物活动明显增加，并且从1月持续到3月。还有一组飞鼠10月中旬经受11月中旬典型的光期。食物储存的强度较正常的增加更快，达到相当于自然条件下11月中旬那样的食物储存强度。昼长进一步缩短，飞鼠的食物储存活动增加。到11月初，飞鼠经受的光期与12月底的光期相等，食物储存活动达到高峰。立即强制飞鼠经受一天15小时光照9小时黑暗，与中夏条件一样，有些飞鼠储存食物强度突然下降，另一些飞鼠储存食物强度逐渐减小。但是在自然条件下的飞鼠，食物储存活动仍然增加（见图6-12）。上述实验证明飞鼠食物储存活动受光期控制。这种控制使飞鼠寻找和储存食物活动与山毛榉果实成熟——坚果，橡子——同时发生，防止储存未成熟的果实。

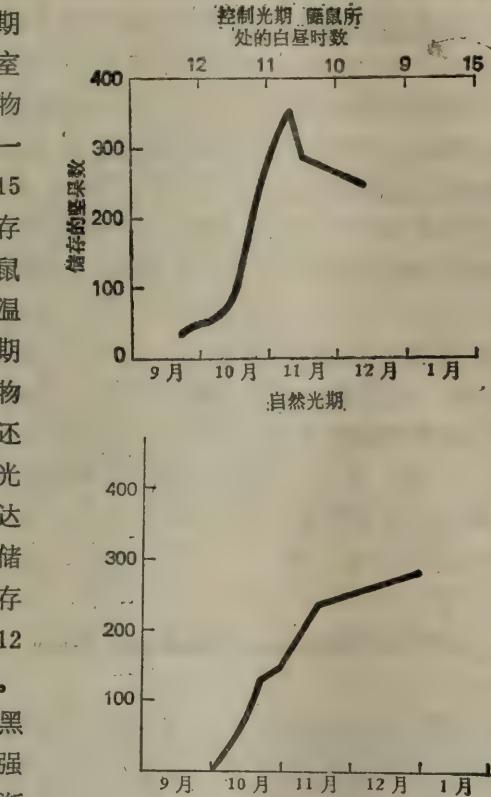


图 6-12 在控制的光期条件下和自然界的光期条件下，飞鼠的食物储存活动的比较(引自 L. Muul, 1965, Natural History Magazine, 64 (8); 26. Redrawn by permission)

火

火若有生态意义必须具有三个条件：（1）有机物质积聚到足够引起燃烧；（2）气候干燥使物质易燃；（3）起火的火源。两种火源：雷电和人类。

在地球上，某些地区如北美，南非，东非都具有由雷电引起火灾和火蔓延的条件。在人类进化前，火周期性地侵袭这些地区 (Harris, 1958)。因此下述每一种植被都有火的烙印：北美草地，美国西南部的矮槲林，地中海的马魁群落，南非洲的高山硬叶灌木群落 (fynbos) (phillips, 1965)，非洲的草地和稀树干草原 (Batchelder, 1967)，

美国南部松林和北美西部常绿针叶林。

火作为一种选择性强制力，明显地影响生态系统。它将死的和干燥的有机物变成可溶性灰，释放磷，钙，钾等元素迅速参加再循环，促进新的生长。虽然草木生长茂盛归因于增加了有效的养分，但是这点对整个生态系统来说未必是正确的。Daubernmire (1968) 提出草地对火的感应可以反映在新芽从与老茎竞争中解放出来，以及增加根系活动性。动物对火烧地上的植被的感应可能是嫩茎和生物量两方面可利用性增加，这种地方以前是不能利用的，因为地被物和老茎妨碍放牧。相当数量的氮可能散失于大气中，除非死被物转换成白灰，有些氮保存在被烧焦的地被物中，增加了表土的总氮含量。固氮豆科植物在火烧后的土地上明显增加，从而进一步增加氮。

火使矿质土壤裸露，促进某些种子萌发，也可能造成侵蚀，改变生境特征。火能改变植物群落。森林中树冠和上层烈火可以焚毁全部植被。林内小火只烧去灌草层，灼伤形成层对火敏感的薄皮树种枯死。受热损伤的树木易遭昆虫或病害侵袭。抗火植物的特征是具有地下茎和芽，地上部分每年死去，地下芽在土表下休眠，粗干树种也具抗火性。耐火植物兼具不耐荫特性，它们需要矿质土壤和充分阳光来萌发种子以及促使幼苗生长。还有一些植物，就个体来讲不抗火，但在它们生活周期中要求火将种子从球果中释放出，或提供矿质土壤作为苗床。这些树种中有杰克氏松、圆锥形松 (Knobcone pine)、白松、红松、纸皮桦、欧洲山杨和桉树。

火能使草本植物避免与木本植物竞争，维持本身成为优势植物。火甚至不影响有些植物群落的组成成分。有许多种植物经过长久火的干扰而适应火。包含这样种类的群落，固有种不会失去，但是这是一个稀疏群落，机遇种能够侵入这种区域，增加种类丰富度。在这种情况下，火使景观呈现镶嵌植被。

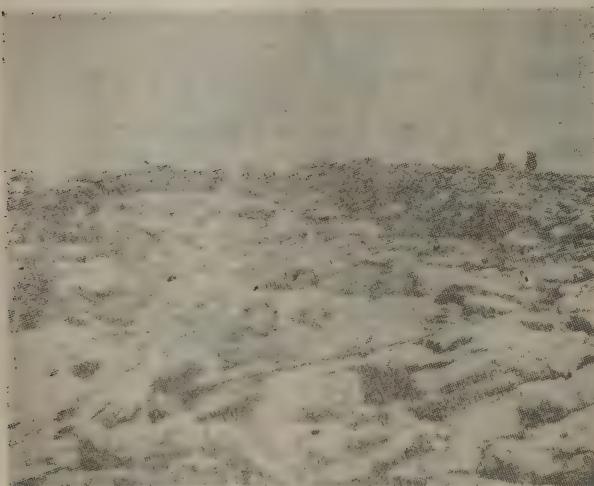


图 6-13 火对植被的影响显著。烈火席卷西弗吉尼亚阿帕拉奇高原区，就是通常所说的云杉林被砍伐后的董状草皮 (Dolly Sods)，把类似泥炭的地被物烧毁，岩石和矿质土壤裸露。森林决不可能再恢复，目前高原呈现出大鹅卵石铺盖的景观，断续地分布一小片乌饭树属植物、矮小的桦属植物、山桦属和欧洲蕨植物

当人类出现在历史舞台上，火对植被的影响就更大，因为人类对此又增加一种新因素。雷电引起着火是随机的，往往又是周期性的，而人类为达到自己的目的，常常慎重考虑用火去调节或改变环境。年复一年引起火愈来愈多，相应的季节，农历或宗教信仰造成各种各样的火。放火为清除地被物为农业利用，为改进狩猎条件，为发展草地和灌木植被，为吸引狩猎的游客，为改良放牧饲料基地，为开阔乡村，为减少敌人侵袭惊扰，为扩展野生果木和浆果的范围与便利旅游。有些放火纯粹为了高兴或报复；另一些火是由于篝火和烧废物引起的。不论是什么原因，大部分火是人们在非生长季节秋天放的，春天放火

危害更严重。

当人类从火烧后的草地和稀树草原扩展到湿润的森林区，也将火引入不太抗火的植被类型，如阔叶树林。再者，人们引起火主要是在森林最干燥的季节——秋季和早春。印第安人放火无疑造成了美国东北部的稀疏石楠灌丛和肯塔基州森林空地，发展了中部阔叶林中的橡树群落，保持大面积乌饭树属植物（Thompson和Smith, 1970）。砍伐留下成堆乱木碎屑，引起雄雄烈火，漫卷乡村木屋。在许多地方，火燃烧到有机物和泥炭深层，直至岩石和矿质土壤，破灭了恢复以前森林类型的任何机会（图 6-13）。

由于人为起火的破坏，人类又走向另一极端排斥所有的火。这种排斥与频繁着火或雄雄烈火一样有害于生态系统。断绝周期性放火将使废物和死地被物堆积。一旦发生火灾，它比频繁的小火更炽热，危害性更大。杜绝火改变了森林植物群落的成分，抗火种类消失，对火敏感的种类占优势，促进木本树种侵入草地。抑制下列耐火植物再生，如杰克松，红松，丧失饲料基地，美国黄松等森林群落衰退，因而消减某些野生动物如基尔兰（Kirdland）噪鸟、白羽鹤鹑与麋的栖息地。

慎重地使用火是调节和控制植被的一种重要手段。利用火改良饲料植物群落，增加草地净产量。用火除去死地被物，减少因地被物引起毁灭性森林大火的危险性，火还能改进某些森林类型和树种再生的苗床。利用火去改善野生生物的生境，维持某些由火控制的生态系统，保留野生禁伐区的自然特征，提高自然景观的美感。

土 壤

土壤是陆生群落的基础。它是有机物质分解和无机元素返回养分循环的一个场所。根系占据土壤相当大的一部分，植被生长在土壤上，由根吸取光合作用和其它生物化学过程所需的水分和无机盐。植被本身又影响土壤发育、土壤化学成分和物理性质，以及土壤有机物含量。因此土壤又起着有机界和无机界之间的桥梁作用。

土 壤 形 成

土壤是地球表面自然体的总称，由无机物和有机物组成，能够供给植物生长。土壤起始于岩石风化分解的矿物质。岩石表面遭受水、风和温度变化等综合作用后变白剥落。水渗入石隙，冻结与膨胀，使岩块崩解为碎屑天然矿物质。同时发生分解，促使矿物质进一步解体。水和二氧化碳结合形成碳酸，与岩石中钙和镁反应形成碳酸盐。这些碳酸盐既可积聚在岩石物质的较深处，也可被搬运走，这决定于流过的水的数量。原生矿物含有铝、硅，如长石，转换成次生矿物，如粘土。特别是铁与水和氧反应，含铁的矿质最易迅速分解。铁氧化呈红色铁状态，也可以还原为灰铁状态。细颗粒（特别是粘土）被迁移或由渗透水带入土块内重新组合，或由于径流水、风或水的作用而在表面重新组合。岩石最终裂解成疏松物质；这些矿物质可以保留在原地，但多半被风吹起，分散，迁移。矿物质被风从一地迁移至另一地的称黄土沉积；由水迁移的称为冲积物、湖沉积物和海相沉积物；由冰川冰迁移的称为冰碛物。有些地方的土壤物质来自有机物的积累，如泥炭。保留在地上的物质称残积物。

未固结的风化物称为浮土。它包含轻度风化的矿质和新生成的原生矿质，或者强度风化并含有高度稳定的矿质，如石英。因坡度，气候和原生植被不同，在同样浮土上发生许多不同类型的土壤。浮土厚度，起始的岩石种类，风化程度均影响土壤肥力和土壤水分。

最终植物生长在已风化的矿质上。多半在植物覆盖下进行强烈风化过程，特别在冰碛物或水沉积物上，这些地段已有供植物生长的足够面积。因此土壤在植物的一些作用下开始发育。植物根系从无机物中吸取营养，繁殖，死亡。根系透入浮土并进一步裂解它，植物从土壤深层吸取养料，又将本身残体留在地面，植物和土壤之间就这样发生相互作用，取回风化过程中迁进深层母质的矿质。植物利用太阳辐射能进行光合作用，制造有机碳，每年约有 1.8×10^{10} 吨，或 1.7×10^{17} 千卡的势能增加到土壤中去。植物残体的能量供给，使细菌、真菌、蚯蚓等土壤生物能够集居在这个区域。

有机残体通过分解作用裂碎成腐殖质，最后矿质化。土壤中高等生物——千足虫、蜈蚣、蚯蚓、蝶、蝗等消耗新生成的矿质，在它们的排泄物中留下部分被分解的产物。这些产物由微生物、细菌和真菌进一步分解成各种复合物，诸如碳水化合物、蛋白质、木质素、脂肪、蜡、树脂和灰分。这些复合物再分解为简单产物，如 CO_2 、水、矿质和盐。后一过程称矿质化。

有机物分解转化为较简单的有机化合物称为腐殖质。腐殖质是不稳定的，它代表土壤有机物分解的一个阶段。旧腐殖质在矿质化过程中被破坏的同时，原始腐殖质形成。旧腐殖质破坏和原始腐殖质形成之间建立平衡，决定了土壤腐殖质的数量。

土壤生物活动产生酸，进一步将有机物转化为矿质，使已风化的母质产生深刻的变化。大气降水落在聚积的有机物上，通过渗吸过程截留溶液中酸和矿质，水分到达矿质土壤，产生一系列复杂的化学反应。上述过程在浮土上不进行。钙、钾、钠等矿质元素，可溶性盐，碳酸盐以溶液状态由渗透水携带进入土壤下层，或冲刷流入小溪、河流，最后进入大海。降水愈大，穿过土壤往下流的水愈多，水分向上移动减少。因此大雨引起严重淋溶和化学风化，特别在高温地区。这些化学反应倾向局限在浮土内发生。例如，有机碳在表层附近被氧化，而游离碳酸盐沉淀于下层母岩上。细颗粒，特别是粘土，也向下移动。在母岩上，这些有限的化学和物理过程，引起土层发育，称土层，形成土壤清晰的剖面。一个土层内，土壤呈现出最显著的固有特性，这一土层向上下两方伸展，其特性逐渐下降。因此每一土层因厚度、颜色、致密度、结构、质地、孔隙度、酸度和成分而各不相同。

通常土壤有四个主要土层：一个有机质层，或O层和三个矿质层—A层以大量有机物累积为其特征，粘粒，铁，铝损失，团粒结构，团块结构或片状结构发育；B层系指物质集中淀积的层次，硅酸盐，粘土矿物，铁，铝和腐殖质全部或任何一种淀积，它们单独或结合在一起淀积，团块结构，棱柱状结构，柱状结构发育；两层之下是C层为母质层，这一层既似母质又不似母质，土壤在其上开始发育。再往下是R层，坚硬的母岩。因为土壤剖面常常是连续的，彼此之间没有明显的界限。细分的土层（见图6-14）分别用阿拉伯字母表示，例如O₁，O₂，A₁，A₂等等；大写字母后的小写字母用来表示主要土层内同时发生的重要特性即A_{2g}或B_t。

O层是土体的表层，曾经用L、F、H，或A₀和A₀₀标记，这层在矿质层上正在形

成或已经形成，在温带森林中的土壤，这一层由新形成的或部分已分解的有机质组成。栽培土壤上通常缺少此层。由于A土层上部是这种条件，因此土壤生物最丰富。这里土壤温度和土壤湿度变化很大，有机碳含量高。在这种生境上，土壤微生物主导了土壤有机质的分解过程。

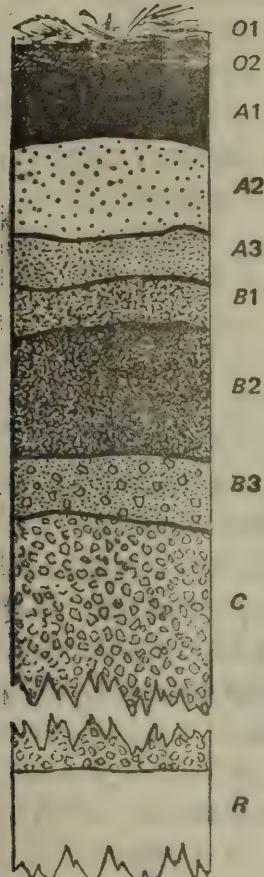


图6-14 土壤构型的一般综合图示。很少有一种土壤具有所示的全部土层。O1——凋和碎叶落物。O2——部分分解的有机碎片或草毡层。A1——含有与矿质混合，有机质含量高的暗色土层。A土层是土壤生物最活跃的地带。A2——强度淋溶的浅色土层。灰化土占优势；黑钙土轻微发育或缺乏。A3——过渡到B层，较B层更似A层。有时此层缺乏。B1——过渡到B层，较A层更似B层。有时此层缺乏。B2——深色土层，粘土矿物，铁和有机物质大量聚积；团块结构或棱柱状结构高度发育，或两者同时高度发育。B3——过渡到C层。C——已风化的母质，既似又不似母质，土壤可能在其上形成。像碳酸钙土层一样，也可以形成潜育层，特别在草原地区。R——硬结的基岩

层

有机土层或森林地被物

土壤的全部土层中没有一层比有机层或森林地被物更重要，或在生态学方面更有趣。枯枝落叶层和腐殖质与森林群落的环境条件——土壤内的小气候，湿度状况，土壤化学组成和生物活动，存在着密切的关系。森林地被物在许多森林植物和动物的生活和

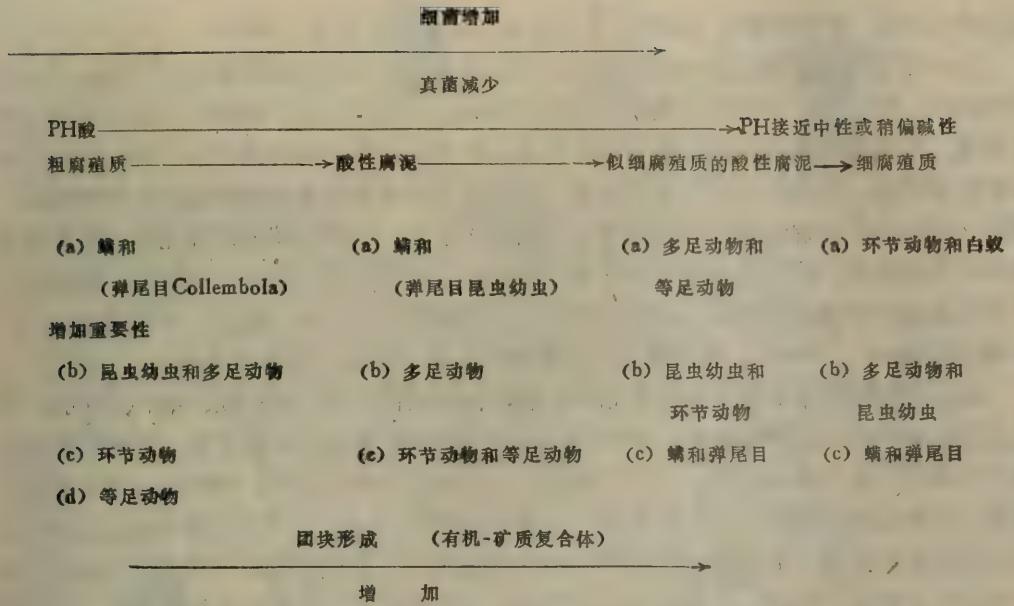
分布上，维持土壤肥力上，土壤形成过程的许多方面都起着主要作用。森林有机层的特征和性质，部分取决于森林枯枝落叶层的种类和质量。森林地被物的命运和土层的发育受微生物区系和土壤动物所控制。事实上许多腐殖质的形成，首先在动物有机体内进行初步磨碎。为了完成这个循环，土壤动物区系的成分和密度受枯枝落叶层的影响。因此 Bernier (1961年) 提出森林腐殖质是局部生态条件的“因果”两方面。

在生态学历史早期已经强调有机层的重要性。达尔文在他的名著中“蚯蚓作用下肥沃土壤的形成，以及对蚯蚓习性的观察”(1881)指出动物对土壤的影响。与此同时，1879年和1884年Danish森林学家P.E. Müller描述了温带森林土壤有两种类型的腐殖质：细腐殖质和粗腐殖质。他不仅观察到它们之间植被、土壤结构、化学成分不同，而且发现它们的动物区系也不同。Müller将细腐殖质和粗腐殖质看作是生物学系统，而不愿看成纯粹的物理化学系统，并且认为土壤动物区系帮助土壤形成。另一些研究者只从物理和化学的角度来看细腐殖质和粗腐殖质，忽视参与这两种腐殖质形成的生物学机制。实际上这两种腐殖质是三方面相互作用的结果。

粗腐殖质是干旱或湿润酸性生境的特征，特别在石楠灌丛和针叶林下有一层界限分明，未掺合的草毡层，或铺盖在矿质土壤上致密的有机沉积物。这是由于枯枝落叶的聚积，缓慢的矿物化过程，保留未与矿质化土壤混合。因此在O和A土层之间有明显界限或截然分开。缓慢的矿质化过程，将粗腐殖质与其它腐殖质类型区分开。粗腐殖质上主要分解者是真菌，游离的个体和菌根，趋向于压抑土壤动物活动，产酸的硝化细菌缺乏。叶的维管束细胞首先消失，留下叶肉组织残体。叶片残体内的蛋白质由沉淀蛋白质的物质稳定下来，在一些情况下造成它们抗分解。因为粗腐殖质有限的容积、孔隙度、酸度、参与的枯枝落叶层的类型以及裂碎的特性，所以粗腐殖质上只有小生物的较小的土壤动物集居。这些有机体对土壤的机械影响很小；它们生活在与下面矿质土壤隔开的有机物质环境中（见图6-15）。

另一方面，细腐殖质由不同过程形成。混交林和落叶林下钙含量适度的新鲜或湿润土壤是其特征，细腐殖质表面仅散铺着薄薄一层枯枝落叶，矿质土壤中有机质含量高。全部有机物转化为真正的腐殖质，由于动物的活动，这些腐殖质与矿质碎粒不可分隔地捆系在一起，动物吸收它们就像染料一样。O和A土层之间没有明显界限。因为酸性小及较合适的盐基状态，细菌趋向替代真菌，成为主要分解者，硝化作用迅速。土壤动物十分不同，具有较大的生物量，反映出土壤动物的生活空间的分布，氧、食物和湿度更适合，真菌成分则小。动物区系的差异是细腐殖质的最有价值的性质之一，因为腐殖质化过程中要经过大量具有不同代谢的有机体转化。这些土壤动物不仅仅把植物残体磨成碎片，并将碎片与矿质颗粒混合，促进微生物和真菌活动，而且土壤动物本身也参与无机土壤腐殖化过程。物质从地面到土壤，又从土壤到地面不断地相互交换。植物从土壤中吸取营养，并将本身残体沉积于地面。然后土壤植物和动物逆转这个过程。

细腐殖质和粗腐殖质两个极端之间是酸性腐泥即Müller的昆虫细腐殖质。在这种腐殖质类型中，植物残体被转变成小节肢动物的粪，特别是弹尾目(Collembola)和蜱螨。未被动物区系消耗的残留物，裂解成小的碎片，轻腐殖质化，细胞结构尚可见到。粪、植物碎片、矿质颗粒，全部形成由小粪链集合在一起的疏松、网状结构。在酸性腐泥中，粪的形状被雨水冲坏；在更极端条件下，从粪淋溶的腐殖质，作为一种连结



图表6-15 腐殖质类型的顺序和有关过程列于表内。注意从粗腐殖质到细腐殖质的序列中，细菌和真菌之间逆转的相互关系，以及在无脊椎动物生活中有明显的变化。在二十一章中讨论土壤中的生物（引自J.A.Wallwork, 土壤动物生态学，©McGraw-Hill, 1973）

物质，形成稠密、成簇的枯枝落叶，与粗腐殖质接近。腐殖质序列的另一端，酸性腐泥和细腐殖质之间的界限，大节肢动物的粪是普遍的，大节肢动物能够吸收相当量的矿物质当作食物。酸性腐泥与细腐殖质的区别在于它的有机物质含量较高，硝化作用受限制，有机成分或多或少地与矿质混合，有机成分和矿质被腐殖物质集合在一起，但是仍可以分离。换句话说，无机物质中有机团粒不多，相反，细腐殖质中矿质和有机成分不可分割地结合在一起。

土壤剖面的分化过程

土壤剖面分化成各种土层，土壤物质的特性，有机物质的含量和分布，土壤颜色，它的物理和化学特征是受大面积植被和它的原生确定种、气候结合在一起的作用所影响（见图6-16）。因此天然草地下的土壤不同于天然森林下的土壤。

草原植被生长在世界上温带到热带，半湿润到干旱的气候条件下；北美的平原和高草草原，俄罗斯的干草原，非洲的疏林草原和热带稀树干草原。稠密的草本根系可以伸展到地表以下数英尺。植物几乎所有的地上部分和部分根系每年都作为有机残体转回土壤。虽然这些残体在翌春迅速分解，但在下一周期植株死亡和腐解开始前，这些物质不会完全消失。此时，腐殖质在土壤生物作用下，与矿质土壤混合，发育成有机物含量高的土壤。土壤表层腐殖质含量最高，随着深度增加腐殖质含量逐渐下降。草原地区降雨量少，不能带走碳酸钙和碳酸镁，这些碳酸盐只能随着渗透水到达一定的深度。土壤表层钙含量高是由草类提供的，草本植物从下面土层吸收大量钙，然后本身残留在地面。而且表层很少丧失粘土。这种土壤发育过程称为钙化过程，这种土壤曾被称为钙层土。

由土壤钙化过程所形成的土壤，有一个显著深厚的A层，和一个以累积碳酸钙为特

征清晰的B层。热带和亚热带地区，A层有机物质和氮含量高。

森林是湿润地区的的优势植被。此处有机物质累积的周期与草地有区别。每年只有部分有机物、叶、枝、干返回土壤中。叶是有机物质的主要来源，植被地上部分仍然保留在地面。枯死的根系增添很少量土壤有机质，因为它们在不同时期死去，并且根系不集中在表层附近。只有叶子按期返回土壤，大部分无机盐和能量仍保留在树干和树枝里，返回土壤中的新分解的有效营养来自每年秋季的落叶。返回土壤的营养元素的数量因森林种类组成而异，因为各种树叶的营养含量不同。例如椴树、颤杨、山核桃、美洲榆、多花狗木的叶中含有较多钙，返回土壤中的钙较糖槭、红花槭、黄桦、红栎为多（Lutz和Chandler, 1946），而后者又比山毛榉、红松、白松、铁杉要多些。

森林地区的降水足够淋溶许多碱性元素，特别是钙、镁、钾、铁、铝。由于树木吸收盐基比草类少，通常为阻止土壤变酸而返回其表层的盐基也为数不多，虽然酸化程度取决于森林组成和森林生境。在阿巴拉契亚山脉南部一些森林中，特别生长在北坡和东北坡上的黄杨和椴树林下的土壤表层，土壤pH为中性或偏高，即使它们生长在从酸性砂岩风化来的土壤（引自VanECK和Smith未版资料）。酸度增加可以引起有机胶体和土壤胶体分散向下移动。由这种过程发育的土壤称灰化土，这种灰化作用过程，俄文意思为“灰向下”，指的是强烈灰化土壤的淋溶层。灰化土壤的特征为有一层白色的A2土层和明显黄褐色的B层，它是铁、铝复合物和腐殖质累积的结果（见图6-16）。在有些灰化土壤中累积铁，可以起胶结作用，在B层形成坚硬磐。这层称铁磐，阻止空气和水自由循环。由这种过程发育来的土壤称淋余土。

世界上湿润的亚热带和热带森林区，雨量多，温度高，土壤形成过程进行很快。因为保持高温，这些地区的风化过程几乎完全是化学的，由水和它的可溶性物质来完成。这种风化的残留物——盐基、二氧化硅、铝、水合铝硅酸盐和氧化铁——都是游离的。由于雨量超过蒸发，水几乎不断地向下移动。继续淋溶的结果，只有少量电解质存在于土壤水中，硅和铝硅酸盐往下迁移，而铝和铁的倍半氧化物留在上层。倍半氧化物在纯雨水中相对是不能溶解的，而矽酸盐在含有腐殖质和电解质的溶液中，作为一种凝胶被沉淀。假如腐殖质存在，矽酸盐在铁和氧化铝周围起着保获性胶体作用，阻止它们被电解质沉淀。这种过程的最终产物表现出土壤由矽酸盐，水化氧化物，粘土和残积石英组成，盐基缺乏，植物营养成分低，土壤风化层深厚。大量氧化铁聚集，土壤呈现种种红色，一般缺乏清楚的土层。土壤剖面再往下深至数英尺均无变化。除非沉淀，粘土有稳固结构，铁在胶结的砖红壤中硬结。土壤透水性强，植物根系也容易伸进土壤。这种成土过程称砖红壤化或砖红壤化作用。

干旱和半干旱地区降雨量小，植被相当稀疏，植物生长受限制，土壤有机物和氮含量很低。雨量少造成土体厚度很薄，在植物养分多的土壤中，易溶性盐类淋洗不深。土层不明显而且很薄。在这些地区中有的地方，土壤含有过量可溶性盐，这些盐类既来自母质，也来自邻近土地排水的蒸发。偶而降雨，雨水透入土壤，但不久土壤表层水蒸发，吸引含盐水分上升。水分蒸发，在地表附近聚积一层中性盐和碱性盐，形成一层壳或钙积层。

钙化作用、灰化作用和砖红壤化作用，全部发生在排水良好的土壤上。排水不良条件下，进行另一种不同的土壤发育过程。陆地的坡度在相当大程度上决定降雨流经土壤



图6-16 土类。北美大陆主要地带性土壤或土类分布概图，展示土壤与植被和气候相互关系。这里所说明的土壤（冻原例外）均是排水良好生境的土壤。湿润地区土壤中盐基累积少，伴随多雨而产生淋溶过程。灰化土或灰土的性状是表层有机物质淀积很薄，灰化淋溶层位于暗褐色土层之上，通常是寒温湿润气候，针叶林下发育的土壤。灰棕色森林土或淋溶土是在落叶林下发育的土壤。它们与灰化土不同，灰化过程不强烈，有机物质土层下有一层淡灰褐色土壤。红壤和黄壤或老成土是暖温带潮湿气候下的土壤，分布于北美东南部。土壤发育通过灰化作用达到砖红壤化，黄壤的性状是在黄色土层上有一层受淋溶的淡灰黄土层。红壤的特征是在红色厚土层上有一层受淋溶的淡黄褐色土层。湿草原土或北美高草草原土是在温带潮湿气候下，高草草原上发育的土壤，钙化过程的结果。土壤色暗褐，向下渐变成浅褐色。湿草原土的西部是黑钙土，另一种软土，有机质含量高的黑土，厚约3—4英尺^{*}，向下有石灰累积。黑钙土是在高草和中高草北美草原条件下发育的土壤。与黑钙土有紧密关系的是栗钙土和棕钙土，也是软土，呈暗棕色，向下在1—4英尺处有石灰累积。这种土壤是在中高草和矮草北美草原上发育的土壤。荒境土，灰钙土或旱成土是荒漠地区的土壤。色淡灰，有机质含量低，石灰性物质聚积。砖红壤性土或氧化土是热带雨林下的典型土壤，该处分解作用迅速，红淋溶土层上有一薄层有机质。高山有各种类型土壤，此处笼统指山地土壤或新成土。山地土壤多石，土层分化不显著。冻原土有各种类型，普通的一种是潜育土；长期受寒冻影响，地面冰迹砾满布

* 1英尺 (1ft) [= 0.3048m]，下同。——译者注

和透进土壤的数量、水蚀母质的程度、土壤湿度以及土壤水位（见图16-17）。流经土壤或透入土壤水的数量，决定土壤矿质氧化和破碎的程度。大部分时间水滞留在地面或地面附近的地区，铁得不到足够的氧气供应，被还原成亚铁复合物；这些复合物使表层呈暗灰或褐红色。这种过程称潜育作用，可以使土层致密无结构。潜育化土壤有机物质含量高，因为产生的有机物比腐殖质化分解的要更多些，土壤微生物缺乏，腐殖质化作用大大下降。缓坡和坡度适宜条件下，排水条件改善，潜育过程减少，并且在较深土层才出现。结果心土呈现不同程度褐和灰色斑点。在山顶、山脊和陡坡上，水位深，土壤排水良好，由于含有氧化铁复合物，心土呈淡红色到淡黄色。

所有土壤可以划分为五个排水等级（图6-17）。良好排水的土壤，不受过多水分的限制，植物根系能伸达36英寸*。排水尚好的土壤，植物根系生长深达18—20英寸。在某些排水不良的土壤上，植物根系生长不能达到12英寸或14英寸以下。排水不良土壤，长期都是潮湿的。这种土壤上的典型植物有橙木属、柳属、苔属。排水极差的土壤，土壤表层附近全年大部分时间潮湿积水。

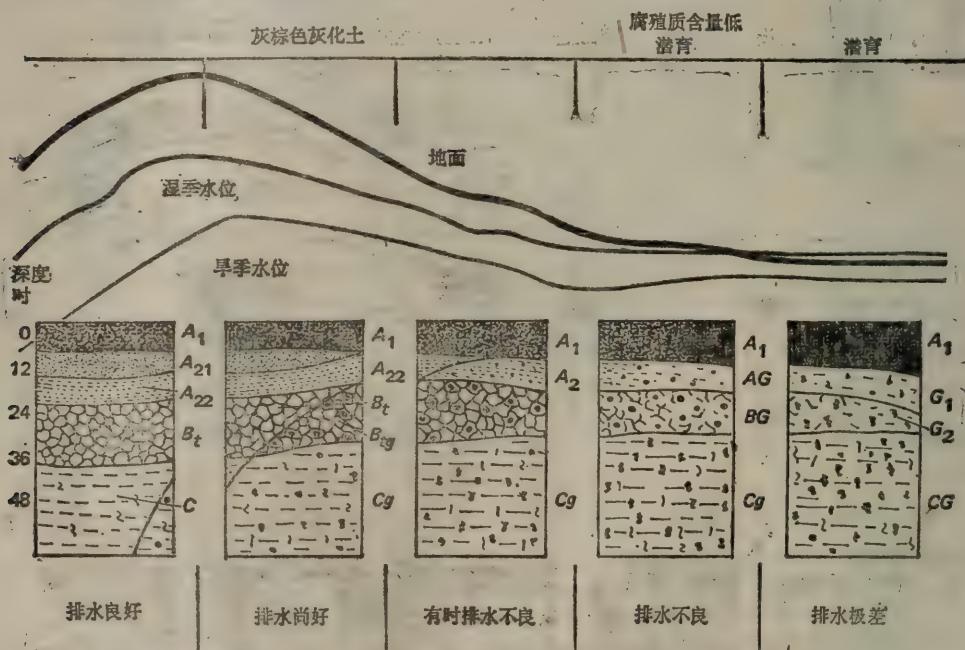


图6-17 排水对灰棕色灰化土发育的影响。从左至右湿度增加。图示土壤剖面相应的地形位置。注意在排水良好土壤上，风化作用强烈，土壤发育最好。排水极差的土壤，湿季水位在土壤表面，风化物数量最少。G或g表示斑点；t表示硅质粘粒（摘自Knox, 1952）

土壤和时间

母岩风化，累积，分解，有机质矿物化，表层矿质流失，下层土壤矿质和粘土的增加，土层分化全部需要相当长时间。风化和侵蚀平衡发育成良好的土壤，它们的形成可

* 1 英寸 (in) [= 0.0254m]，下同。——译者注

能需要2千年到2万年。但土壤在母质上分化仅需短短30年。湿润地区某些酸性土壤发育约需100年，因为酸性物质能加速淋溶过程。母质粘重质地，阻止水分下流，土壤发育成顶积土壤，需要更长时间。干旱地区比湿润地区土壤发育慢些。陡坡上的土壤常常保持年轻，不用地质年龄计算，土壤受侵蚀流失，几乎与它形成的速度一样快。泛滥平原土壤发育时间很短，新的物质不断累积。年轻土壤不像老土壤风化层深，它们经受淋溶过程不长，土壤更肥沃。老土壤的营养物，遭受淋溶，无新鲜物质替换，所以趋向贫瘠。

土壤分类

气候、植被、土壤物质、坡度和时间的每种结合，都导致产生一种不同的土壤，最小的基本单位称单个土体即使在一个小地区范围内，土壤可以是各种各样的。坡度、排水状况、土壤物质是土壤个体之间局部差异的原因。这些土壤个体粗略地相当于土壤分类系统—土系的最低单元。目前土壤分类系统包括纲（见表6-1）、亚纲、土类、土族、

表6-1 新土壤纲¹⁾和相当的老分类系统²⁾

纲	组成的字根	衍生字和意义	相当老分类系统
1. 新成土	ent	(与新近一致)	非地带性土壤，一些低腐殖质潜育土壤
2. 转化土	ert	(拉丁字L. <i>verto</i> 逆转)	热带腐殖质黑粘土
3. 始成土	ept	(拉丁字 <i>inceptum</i> 年轻)	暗色土，潮湿，酸性；棕色森林土低腐殖质潜育土，腐殖质潜育土
4. 旱成土	id	(拉丁字 <i>aridus</i> 干旱)	荒漠、红色荒漠、灰钙土、盐土；一些棕色和红棕色土壤，碱土
5. 软土	oll	(拉丁字 <i>mollis</i> 软的)	栗钙土，黑钙土，湿草原土（北美高草草原） 黑色石灰土；一些棕色土、棕色森林土 碱土和腐殖质潜育土
6. 灰土	od	(希腊字 <i>spodos</i> 灰)	灰壤，棕色灰化土，潜水灰壤
7. 淋溶土	alf	(来自Al-Fe铝铁)	灰棕灰化土，灰色森林土、非石灰性棕色土、退化的黑钙土，湿草原土和半沼泽土壤组合
8. 老成土	ult	(拉丁字 <i>ultimus</i> 最后)	红黄灰化土，美国红棕砖红壤湿草原土和半沼泽土壤组合
9. 氧化土	ox	(法文 <i>oxide</i> 氧化)	砖红壤土壤，砖红壤
10. 有机土	ist	(希腊文 <i>histos</i> 有机的)	沼泽土壤

1) 土壤调查协会, *Soil Classification* (土壤分类), *A Comprehensive System* (一个广泛的系统), 土壤保持局 (Washington, D.C.: GPO, 1960)。

2) M. Baldwin, C. E. Kellogg 和 J. Thorp, "Soil Classification" in *Soil and Men*, 1938, USDA (美国农业部), *Yearbook of Agriculture* (农业年鉴) (Washington, D.C.: GPO 1938) 第979页至1001页。

土系。新的分类系统中，低级分类单位命名，常常按它们相应纲的字根，各种土壤特性接在字头。最高级分类单位强调诊断某种土层有无，土层是形成土壤的因子相互作用的结果，主要是气候和植被。土系命名于开始描述的场所。例如纽约奥维德(Ovid)土系是以奥维德城命名的，迈阿密(Miami)土系是以西俄亥俄州迈阿密河命名的。就像植物和动物命名一样，确定土系依据大量不同性状和有限的分布区。高级分类单位把土系纳入土类，土类由少数不同特性区分开。最高级分类单位为纲，大致与广阔的气候带相符合。

每一种土系有不同特性的相邻土系，土系可以突然划分开，或者逐渐划分开。如果发现从同样土壤物质，因自然排水条件和坡度不同，并列发育的几种不同土壤，称它们

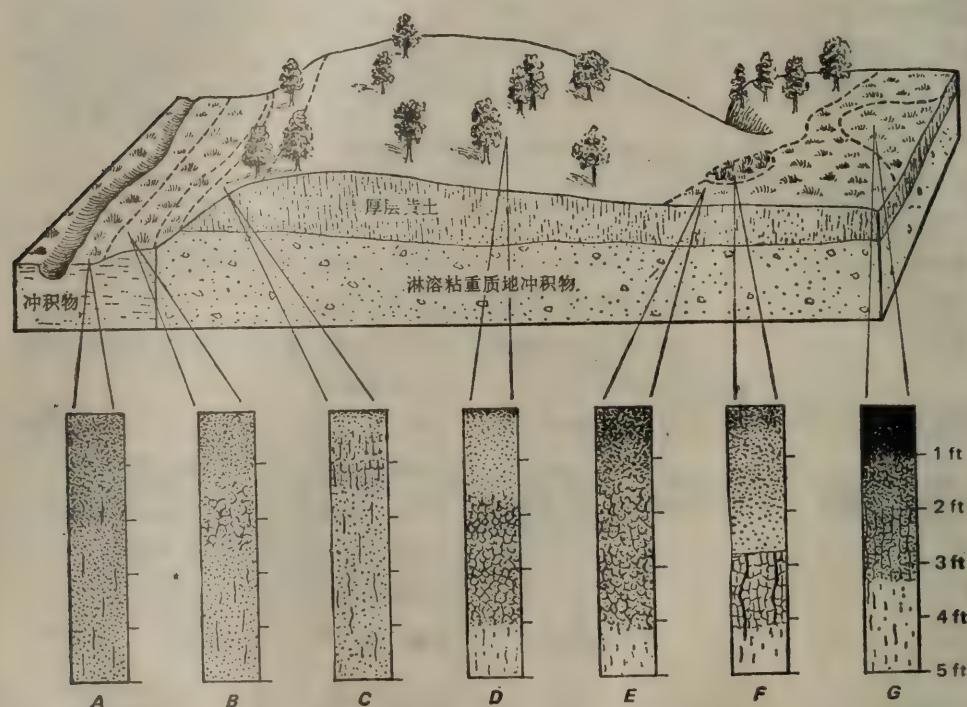


图6-18 地形和天然植被对土壤的影响。从密西西比州到伊利诺高地八个代表性土壤类型正常系列示意图。图式也说明在景观中土壤类型与什么样的土体配合在一起。相邻土体的境界是渐变的，或者是持续的，没有明显的界限。

图式下部是七种土壤剖面图，表示颜色，表层厚度和底土结构。注意天然植被覆盖地面（森林中的树，草地上的草丛）怎样影响表层颜色。图式也表示出地形位置和离洼地的距离如何影响底土发育。

土壤剖面A是一种低地土壤，由新近的冲积物形成，风化程度浅。土壤剖面B(worthen)在山麓处，也由新近的冲积物形成，有少许结构。剖面C(Hooper)在山坡上，淋溶的冰迹物上部有一厚层黄土，土壤形成中断，山坡下部的土壤，直接从冰迹物上发育。土壤剖面D是一种高地土壤(Seaton)，它是在树林覆盖下形成的，表层色浅，无结构；它由黄土迅速沉积所造成，土壤形成的早期，风化作用很低。土壤剖面E代表一种高地土壤(Joy)，是在禾草的作用下发育起来的。注意表层土壤暗色，无结构，也是黄土迅速沉积造成。剖面F(Edgington)是斑点状低洼湿地。邻近地流入的过量水分，加速风化作用，造成浅色灰化表层和亚层，底土以上有团块结构。这表明土壤强度发育，底土的厚度说明相当多的冲积物从周围地区流入。土壤剖面G(Sable)代表高地上低洼处的高草草原土壤，注意表层厚度，色暗和粗粒团块结构。草本植物生长繁茂，促使表层色暗(引自Veale and Wascher, 1956)。

为上链（见图6-17）。土壤制图时，不相似的土壤根据分类或应用可以归纳为土壤组合。遇到不能分开的类型，土壤制图绘成复合体（见图6-18）。详细绘图，可以把土系划分为类型、相、变种。

植 被 和 土 壤

植被与土壤之间具有紧密的相互关系，当母质或频繁的生命活动对土壤形成和土壤性质有明显影响时，这种事实表现得尤为突出，土壤本身决定了植物群落。植被反映土壤性状，进一步影响土壤发育。

多石灰的土壤（或石灰岩土）和少石灰的土壤（酸性土）生长着两种完全不同的植物群落。通常石灰岩土壤的植被多属喜钙植物，需要适量磷，镁，不耐铝铁，铝铁抑制磷的吸收。酸性土壤的植物不耐过多的钙，钙过多抑制钾，铁的吸收。酸性土壤的植被包括欧石楠属、月桂属（*Kalmia*）、越桔属（鸟饭树属 *vaccinium*）、栎属（*Quercus*）和栗属的植物。北美东部石灰土有这样一些植物如山核桃属、北美圆柏（*Juniperus virginiana*）、槭属、过山蕨属（*Camptosorus*）、铁角蕨属（*Asplenium*）、蛇鞭菊属（*Liatris*）。石灰（岩）土壤常干旱尤其是普遍露头和土层浅薄的地段，因为从岩石缝隙透进的水，远离土壤表层。加利福尼亚东部白山亚高山半干旱地区的石灰岩、白云岩土壤的植物群落，与砂岩或非碳酸盐土壤的植被之间截然不同（Marchland, 1973），沿着地质接触的边界，不连续性是十分显著的。非碳酸盐土壤上三齿蒿（*Arimisia tridentata*）、银羽扇豆（*Lupinus argenteus*）和落草（*Koeleria cristata*）占优势。碳酸盐土壤上则亮果松（*Pinus aristata*）、小花松（*Pinus flexilis*）、福禄考（*Phlox covillei*）和黄芪（*Astragalus kentrophyta*）占优势。

太平洋西北和加利福尼亚北部有大面积从超镁铁质的岩石如火成橄榄岩，纯橄榄岩，变质衍生体，蛇纹岩衍生的蛇纹岩土壤。这样一些土壤的钙含量低，镍、镁、铬含量高。这些元素的作用是十分显著的，它们受地势，蒸发，水的有效性等因素调节，蛇纹岩土壤的植物与毗邻的非蛇纹岩土壤的植物明显不同。蛇纹岩地区的矮化植被是它的特征，奇异的植物区系，包括除了蛇纹岩的植物区系还有地方种。蛇纹岩典型的植物群落是黑材松（*Pinus jeffreyi*）一禾草疏林，与邻近的黄松群落形成明显的对照。高海拔处的蛇纹岩植物群落以禾草占优势，低海拔处，湿度条件较好，植物种类多种多样。魁北克省有另一些蛇纹岩土壤区，该处的冻原与非蛇纹岩土壤区的泰加林形成对照。加利福尼亚北部蛇纹岩土壤上的北美夏旱灌木群落与栎属疏林形成对照；古巴的稀树草原和热带森林相反（详细见Whittaker, 1954; Whittaker, 1960; Franklin 和 Dyrness, 1973）。

小 气 候

当天气预报温度华氏75°时，天空晴朗，这个消息可能反映一天的一般气候条件，而地面，土壤表层，植被下，山坡上，悬崖顶，裂缝内，洞穴等处的气候，差异很大。热，湿度，空气流动和光，从这个群落的一部分到另一群落的一部分，整个有其根本差

别，创造了全面的“小气候”或“微”气候。

夏季午后，天空晴朗无风，温度记录标准6英尺高处，温度可达华氏82度。但地面或近地面二英寸高处，温度可能要高出 10° ；24小时内，温度最低是在太阳初升时，温度比6英尺处低 5° (Biel, 1961)。因此，美国中东部近地面的温度，可能与往南700英里的佛罗里达州6英尺处相一致；太阳初升时的温度可能与加拿大南部6英尺处的温度相符。地面上下温度波动较大。新泽西州三月地面0.5英寸处，三叶草匍匐茎周围的温度是 21°C ，而地表下3英寸根周围的温度是 -1°C (Biel, 1961)。向上 $3\frac{1}{2}$ 英寸垂直距离内，温度范围是 20°C ，大多数有机体生存在这种温度起伏波动大的气候条件下。

太阳辐射是造成地面和地面以上6英尺处之间温度差异很大的主要原因。土壤日间吸收太阳辐射，接受光线中的短波光，然后以长波光反射到地面空气层，使地面一薄层空气增热（见图6-19）。地面几乎没有空气流动，地表辐射热与地面保持紧密接触。这层以上的空气温度，与表层以下的土壤温度均明显下降。晚冬或早春的晴日，你漫步在泥泞小径上，你将感到周围空气的寒意。

地面日间吸收热，夜间热再辐射。部分热能被地面上空气中的水蒸气吸收。空气愈干燥，热散发愈快，地面和植被愈易冷却。地面和植被冷却达到露点，空气中水蒸气自

然冷缩成露水。重露后，露蒸发时迅速吸收热，致使地面有一薄层冷却了的空气。

植被改变风的运动，蒸发，温度和土壤温度，因而影响或调节一个地区的微气候，特别是在地面附近。植被覆盖下的地面温度，比裸露于太阳和风下的地面温度低些。晴朗夏日，稠密林下一英寸处与裸露着的田间土壤比较，日气温变化幅度下降 20 至 30°F 。

植被也减少温度梯度的陡度，影响作用面高度，遮断最大量太阳日照。缺乏植被或有一薄层植被

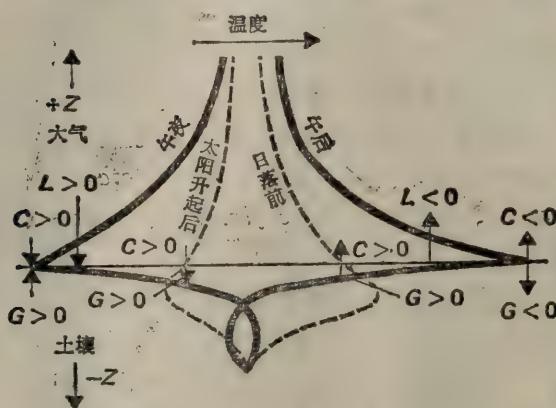


图6-19 一日不同时间地面和空气的理想温度剖面图，以及热对流移动，C，传导，G，蒸发或冷凝的潜热，L。（摘自D.M.Gates, 1962, 生物圈能量交换(Energy Exchange in the Biosphere)。Harper 和 Row, 纽约）

时，土壤附近温度明显增加；但增加植被的高度和密度，植物叶片遮住更多太阳辐射（见图6-20）。这时树冠成为作用面，将作用面提高到地面之上。因而日间最高温度是在稠密树冠表面，而最低温度是在地面。

稠密植被内，空气流动减少到对流和扩散（见图6-21）。浓密草丛和矮植被下，地面完全无风。无风是地面附近微气候的明显特征，无风影响温度和湿度，给昆虫和其它动物创造了一种适宜的环境。地面上湿度变化很大。土壤表面或植物覆盖面上产生蒸发，底部水蒸汽含量（绝对湿度）最大，到大气均衡以上水蒸汽含量迅速下降。土壤表层以上相对湿度增加，因为当地表以上被增热的空气容纳水分量迅速增加时，而一天中实际水蒸汽含量增加缓慢。



图6-20 玉米地从幼苗到收获，正午的垂直温度梯度。注意作用面高度的增加
(引自 Wolfe 等, 1949)

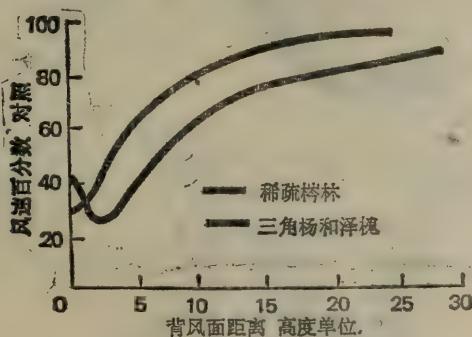
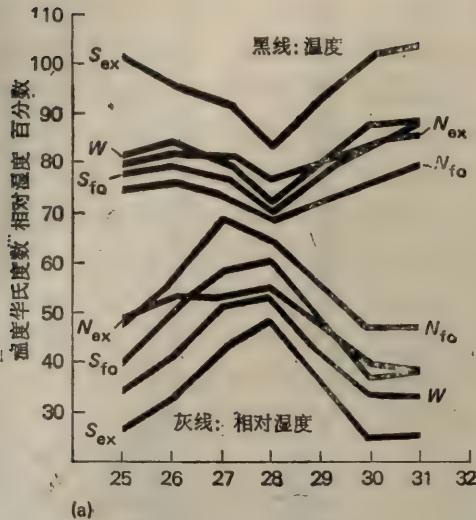


图6-21 背风面稀疏松林、三角叶杨和洋槐林地上16英寸处的风速比较。林的曲线说明稀疏林分的有效性，风可以在树冠下流动。障碍物背面是起点 (引自 Stoeckeler, 1962)

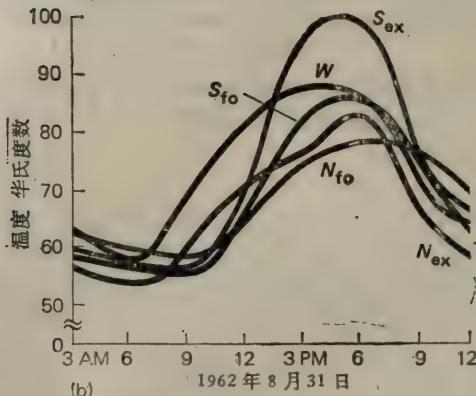
北坡和南坡

一个地段小气候的变化是因坡向，土壤，植被不同造成的。北坡和南坡之间小气候存在最大的差异。南向坡接受太阳能最多，当坡度等于顶点太阳角度时，接受的能量最大。北向坡接受能量最少，特别在坡度等于或超过太阳射线角度时。北纬41°（约新泽西州中部和宾夕法尼亚州南部），正午太阳照射在20°坡上，所有季节南坡比北坡接受能量平均多40%。这点对两种生境上的湿度和热的积蓄有明显的影响。高温伴随低气压引起土壤和植物中水分的蒸腾作用。平均温度愈高，土壤湿度愈低，蒸发率往往升高。

西弗吉尼亚Greer: 小气候



(a)



(b)

W: 山脊处的标准气象站

N_{fo}: 北坡森林的小气候站

N_{ex}: 裸露北坡的小气候站

S_{fo}: 南坡森林的小气候站

S_{ex}: 裸露南坡的小气候站

图6-22 日最高温度，最低相对湿度，四个测量小气候的气象站和一个标准气象站的记录，1962年8月的一周记录。注意小气候站，标准气象站记录裸露生境的极端气候的差别。（下图）五个气象站在8月一个晴日的温度记录。裸露生境的温度记录呈现最大的波动。该处与森林北坡形成对照（Data Courtesy Dr. W. A. Van Eck）。

50%，在南坡这种极端变动更大。微气候变化幅度从干热极端广布的南坡，到温凉变动小的北坡。空气流动最大的南坡顶部，干旱高度发展，而北坡底部条件最适宜（见图6-22）。阿巴拉契山中部和南部，北坡陡峻，分布许多小的微域地形——小洼地和台地，大部分由树冠大的乔木隆起的根造成。由于土壤长期向下移动南坡较长且缓和。整个南北坡复合体是一系列相互作用的结果：太阳辐射影响水汽状况；水汽条件影响生长在山坡上的树种和其它植物（见图6-23）；相反，树种影响矿质再循环，并反映出表层土壤特性和化学性质，以及草本地被物特性。山谷，峡谷，凸出的山坡区，低洼面处于普遍的气候极端。这些地点夜间温度很低，特别在冬天，而夏季日间温度很高，相对湿度也

高。防止了风循环的影响，空气停滞。这些地方由日照增热，大陆辐射冷却，与迎风良好混合的空气层上坡形成明显对照。夜间冷空气顺坡而下入峡谷和山谷，形成冷气湖。

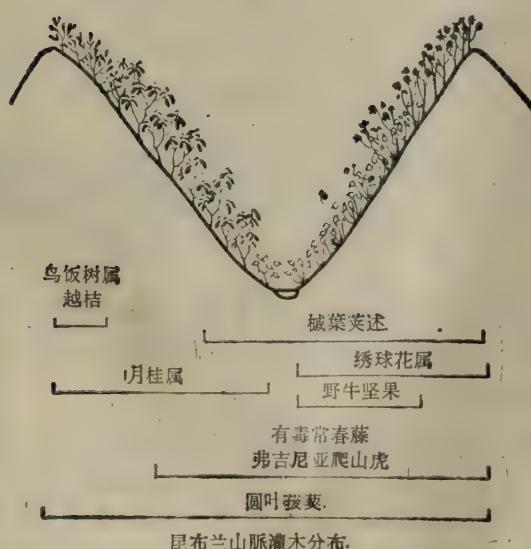
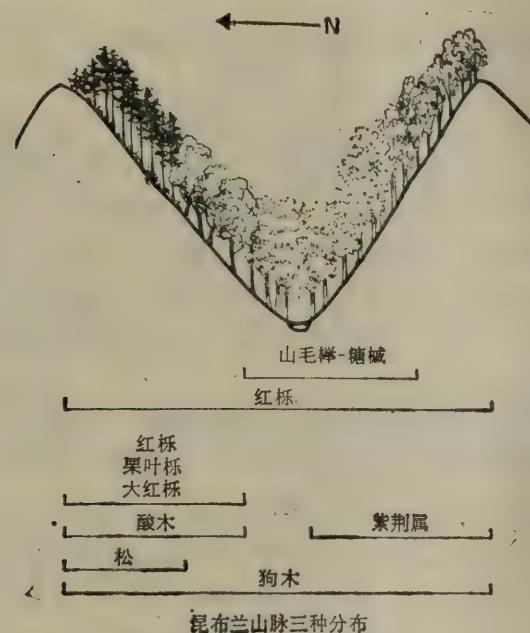


图6-23 弗吉尼亚西南部小气候对北坡和南坡树木和灌木分布的影响。北坡下部的森林以山毛榉属、糖槭和美国鹅掌楸占优势，上坡分布的红栎，白栎，栎属植物消失。伞形树和紫荆是下层林木的特征。南坡下部位于北坡隐蔽地和阴影区与北坡中部和下部很相似。坡底转瞬成为与南坡中部相似的橡林，以美洲黑栎和大红栎为主。栗叶栎，北美油松，短叶松分布在南坡上部。典型的下层林木是酸木（Sourwood）。多花狗木和檫树属在南北坡均见，但狗木在北坡居多，檫树属植物在南坡占优势。地面草本层两者差异更显著。

往往在山谷中暖空气与流入的冷空气接触，暖空气的水汽冷缩成谷雾。

城市小气候

自从人类成为都市居民以来，他们不仅改变自然环境，而且也改变大气层，建立一种有特征性的都市小气候。

都市小气候是城市形态学和都市居民密度，居民活动的产物。都市综合体里，石头、柏油与混凝土人行道和建筑，均具有高容量热吸收和再辐射能力，它们取代低热传导的自然植被。雨降落在不透水的地面，迅速流走，减低蒸发。人群的代谢热，建筑，工业燃烧与车辆排出的废热，提高了周围空气的温度。工业排放，能源产物和车辆流放出大量水蒸气，气体和颗粒物质，大量进入周围的空气。热的储存和再辐射的影响，形成大小城市的热岛（见图6-24），热岛的温度比周围乡村的温度高出6—8℃（见Landsberg, 1970, SMIC, 1971）。

城市四周的高温梯度是热岛的特征。最高温度是与最密集人口和活动区域相联系的，城市外围，温度明显趋于下降（见图6-25）。虽然一年间都可以觉察到热岛，但夏

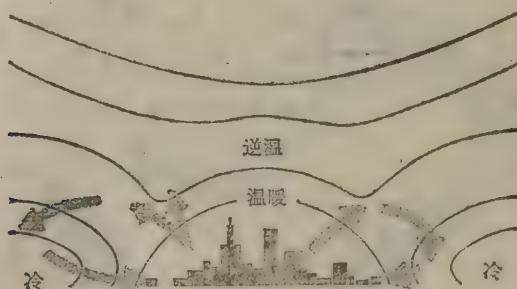


图6-24 晴朗无风天气，城市上空夜间循环的理想图。城市上空形成一个热岛。同时，乡村形成地面大气逆温。由此导致冷空气流向城市，城市夜间出现乡村微风。曲线表示温度等温线；箭头代表风（引自H. Landsberg, 1970, science; 170;1271）

季和初冬最明显，由于道路和建筑物储存的热再辐射到空气中，晚间热岛比白天更显著。热岛大小，主要受局部气候条件如风和云层的影响。例如，如果风速是在一些变动的临界值以上，不能觉察出热岛。

夏季城市内道路和建筑物比乡村植被吸收和储存热量更多。城市内窄街和大厦，墙壁彼此辐射热，而不是将热辐射向天空。夜晚这些结构慢慢放出白天储存的热。日间城市和乡村之间温度差异无明显区别，但太阳落山后，夜间差异变得显著，并且维持通宵。夜间来自下面的空气增热，阻碍辐射变凉，产生正的温度递减率，同时乡村上空形成逆温。随着地面温度梯度形成空气流动，产生“乡村微风”吹向城市。

冬天太阳辐射相当少，因为太阳射向地面的角度小，热的累积靠人类和动物的代谢、暖气、发电、工业和运输。实际上上述来源提供的热量是太阳辐射提供热量的2 $\frac{1}{2}$ 倍。这些能量直接或间接地到达大气中并温暖大气，调节乡村外城市的冬天气候。

都市中心影响风的流动。建筑物起着屏障作用，风速降低为周围乡村风速的20%，

增加风的狂暴，堵塞所需要的都市通风区域，阻止凉爽空气流入。强烈的地区风使热和污染物远逸，热和颗粒物质转移到城外，调节在顺风几英里处乡村的辐射平衡 (Clarke, 1969; Oke 和 East, 1971)。

颗粒物质，二氧化碳，水蒸气终年覆盖都市区。雾减低太阳能对城市的辐射。都市接受太阳辐射比周围乡村少10—20%。同时轻雾的笼罩吸收部分向上的辐射热，又将它反射回去，这些热的一部分增暖空气，部分增暖地面。污染物的浓度愈高，热岛愈剧烈。

颗粒物质有另一些小气候影响。由于蒸发速度低且缺乏植被，城市的相对湿度低于周围乡村。但是颗粒物质作为空气中水蒸汽的浓缩核，产生雾和霾。都市区比乡村多雾，特别在冬季（见表6-2）。

表6-2 城市与乡村的气候比较

要素	与乡村环境比较
核和颗粒物质的缩合	10倍以上
气体混合物	5—25倍以上
云层	5—10%以上
冬雾	100%以上
夏雾	30%以上
总降雨量	5—10%以上
冬季相对湿度	低于2%
夏季相对湿度	低于8%
总辐射	低于15—20%
日照时间	少于5—15%
年平均温度	0.5°—1°C以上
年平均风速	低于20—30%
无风	5—20%以上

（材料来源：引自H. E. Landsberg, 1970）

热岛的另一种后果是增加城市上空的对流。颗粒物质与大量由燃烧过程和蒸汽动力放出的水蒸汽，结合在一起形成上升气流，这种气流导致城市上空的云层增加，也增加

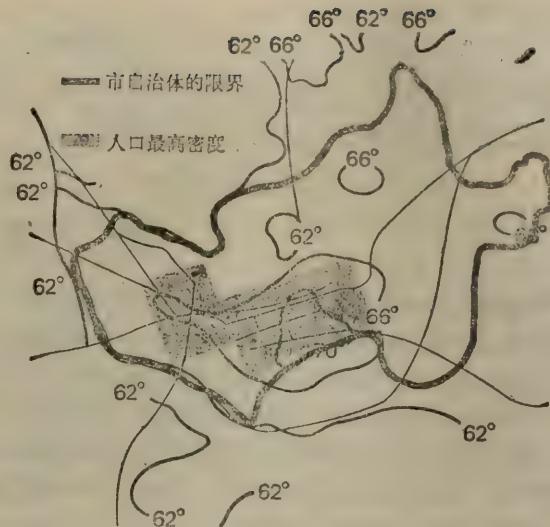


图6-25 北卡罗来纳Chapei山的一个小城市夜间空气温度类型。注意最高温度是在市自治体的限界内，该处人口密集，工业活动最盛（摘自Kopec, 1970）

了城市和顺风地区的地方降雨。污染改变气候的见证是拉波特、印第安纳周围，芝加哥、伊利诺斯、加里、印第安纳等重污染区顺风地，以及密执安湖上空湿空气附近，增加了降雨量和风暴气候。这些地方自从1925年以来，降雨量增加31%，雷暴雨增加34%，冰雹的发生增加240% (Changnon, 1968)。

摘要

环境的物理和化学条件影响植物和动物生长和分布，以及生态系统的功能。生物地理化学系统中有效元素和营养物的种类和数量的循环，影响植物和动物的生长和繁殖，植物和动物对各种元素的需要和耐性不同。生物对大量元素需要量相对大些。对微量元素需要量小些，甚至其量极微少，植物和动物缺少微量元素，与缺少主要元素一样不能生存。有机体生活在一定的温度和湿度范围内，超出这个范围，它们停止生长或繁殖。温度和湿度的作用相结合，在相当程度上决定着一个地区的气候，以及植物和动物的分布。风加强蒸发，并且是植物和动物的扩散和分布的主要动力。

光是植物的基本要素；没有光，生态系统就没有功能。光也影响植物和动物的活动和繁殖周期。生命的普遍特征是其内部的生理生物钟，他们的基本结构可能是化学的，包含在细胞物质中。在恒定条件下，生物钟自由运转，摆动或波动有自己固有频率。对大多数有机体来讲，固有的生物钟偏离在24小时上下。自然条件下，生物钟由外部时间的暗示，或同步器校正或导入到24小时，将植物和动物活动与环境一致起来。最可靠的外部时间校正者是光和暗——昼和夜——迄今研究所选择的种类的大部分均进入24小时光期。活动开始和中止，一般与黑暗和黎明的时间同步，有机体的感应取决于白昼（光作用）活动还是夜出活动（暗作用）。生物钟不仅作为一个手段调控，植物和动物的每日活动与白昼和黑夜同步，并与种的生态学一致，而且能校准一年各个季节的活动时间。生物具有维持本身节奏与环境节律近似的频率，使生物可能预知春天降临的状况。生物使植物和动物在一年中生育成活高峰时，进入繁殖状态；它使一个集群内的下列活动同步化：配对，迁徙，休眠和开花。生理定时钟的探测和精练，启动同步器制约不同生物或特有种或特有集群与环境同步化，是自然选择的结果。钟的秘密——了解它如何工作和它在有机体体内的位置——至今尚未发现。

火是另一重要环境影响因子。自从陆地植物生命出现以来，闪电放火已成为自然环境一部分。许多植物群落如草原和森林，都是在火况下进化的植被类型。因为人类出现以后，火甚至成为更重要的作用因素，秋季和春季比夏季发生更频繁，往往考虑利用火调节或改变环境。因为人引起火灾的破坏性，使人类走向另一极端，禁止火也有不利的生态作用。适当处理，火在调节和控制植被上是一种重要工具。

本章讨论的全部环境条件不仅对整个地区的生物发生影响，而且对小得多的区域的生物分布也产生影响。居住在同一生态类型的生物，由于小气候或小环境的变化，可能生活在完全不同的环境条件下。最明显的是地面和上层之间、北坡和南坡之间的环境差异。在城市地区有另一种小气候。城市的特征是存在着一个热岛。与周围的乡村地区相比，城市的平均温度较高（特别是夜晚），多云的日子较多，雾和降水也较多，而蒸发率和湿度则较低。

所有的土壤都是陆地生态系统的基础。土壤是有机物质分解的场所，也是矿质元素回归进行养分循环的场所。土壤是动物的栖息地，是植物生长的基质，是水分和养分的来源。土壤形成开始于岩石和矿物的风化，风化包括矿物质的淋溶和迁移。土壤的发育受坡度、气候、原始物质和当地植被的影响。植物植根于风化物质进一步分解底土层，从底土的深处把养分吸收上来，并把十分重要的有机质加到底土层中。这种有机质通过分解作用和矿化作用，转变成腐殖质。腐殖质是一种不稳定的产物，它不断地形成，并通过矿化作用不断地破坏。由于风化过程、有机质的累积和分解、矿物质的淋溶，结果在土壤中形成了许多土层。通常有四层土层：O层，即有机质层；A层，其特征是

有机质的累积和粘粒及矿物质的淋失；B层，矿物质累积于此层；C层，即下垫的母质层。这些土层可进一步划分为亚层。在所有的土层中，最重要的是腐殖质层，这一层在植物和动物的生活及分布、在维持土壤肥力和土壤形成过程的许多方面，都起着主要的作用。腐殖质通常分成三类：粗腐殖质，它是酸性环境的特征，它的主要分解者是真菌；细腐殖质，它是落叶林地和混交林地的特征，它的分解者是细菌；最后一种是酸性腐泥，它是被土壤动物的活动强烈改变了的物质。

土壤剖面的发育受整个大区域的植物和气候的影响。在草原地区，钙化作用是主要的土壤形成过程，在这种过程中，钙的累积随着渗透水到达一定的深度。在森林地区，发生灰化作用，灰化作用是上层土壤中的钙、镁、铁和铝被淋溶，而硅则保持在上部土层中。在热带地区，主要的土壤形成过程是砖红壤化作用，在砖红壤化作用中，硅被淋溶，而氧化铁和氧化铝则被保持在上部土层中。潜育作用发生在排水不良的土壤中，有机质分解缓慢，铁被还原成亚铁复合物。

各种土壤之间和土壤中各土层之间的差异可从质地、结构和颜色的变化反映出来，气候、植被、土壤物质、坡度和时间的每一种综合作用引导产生一种特有的土壤类型。土壤中的最小基本单位是单个土体。相当于土壤分类系统中最低分类单元的土壤个体是土系。这些土系可进一步归类为土族、土类、亚纲和土纲。

〔杨澄译 郑慧莹校〕

第七章 生态系统

生态系统最易见到的部分就是其生物部分，即植被和动物。在任何一个特定的生态系统之中，或更具体地说，在任何一个特定的自然环境之中，植物与动物的集合就叫做群落（community）。因而，一个群落不仅可以被看作是构成特定的生态系统生物部分的动、植物种群的组合（combination）（例如森林），而且栖居于一段倒木上，一粒橡实中、乃至树穴内少许积水中的有机体的集合（assemblage），也可被认为是一个群落。前者是一种主要的或自养的群落，它不依存于其它群落，需要从外界索取的仅仅是日光能。而后者则是次要的或异养的群落，它以前者为其能源。因此，群落就不仅仅是一个独立有机体的松散集合。组成群落的动、植物是相互依赖的，它们以某种有条不紊的方式在一起生活，并构成生态系统的一个机能单位。

虽然群落通常是由种的某个组合所构成。但是相同的群落（例如栎树-山核桃林）却并非必须由那些完全相同的物种集合所组成。这确实给群落的定义带来了一些问题。植物学家将群丛（association）这个词用于具有特定植物区系组成的植物群落。他们仅仅在非常笼统的观念中才使用群落这个词。动物学家和许多生态学家把这个词等同地用于具体的集合和一般的集合。这些问题使一些生态学家提出，明确的生物群落是真正存在呢，还是只是一些由于象对物种分类那样试图把群落也进行分类而产生抽象的结果。

但是一般的群落确实是存在的，并且若不考虑它的种类组成，它的确具有某些一般的属性，例如优势度、生态位、物种多样性、结构、稳定性、发育以及生态系统机能中的新陈代谢作用。不论是主要的还是次要的群落都能够按这些属性进行考察。

群落结构

生长型（growth forms）和生活型（life forms）

陆地群落的结构和形式的特点能够通过植被的性质表达出来。植物可以是高大的或矮小的，常绿的或落叶的，草本的或木本的。我们能够用这些特征来描述生长型，因而人们可以说出灌木、乔木和草本，还可以进一步分为针叶常绿的、阔叶常绿的、常绿硬叶的（硬叶即小而粗糙、常绿的叶子，象加利福尼亚浓密常绿阔叶灌丛（chamise）上的叶子）、阔叶落叶的、具刺的乔木和灌木，小灌木，以及蕨类、禾草、非禾本科草本植物和地衣等。

丹麦植物学家Christen Raunkiaer在1903年提出的那一系统大概是比较有用的。他不考虑植物的生长型，而是根据那些在冬季或干旱季节不活动的胚组织或分生组织（全年生组织）与其地上部分的高度关系而将植物生活进行分类。这类全年生组织包括

芽、鳞茎、块茎、根和种子。Raunkiaer总结出五种主要的生活型，它们概括在表7-1中。一个地区或一个群落中的所有植物种都能归入这五类之中，它们之间的比率能用百分比表示。

表7-1 Raunkier的生活型

高位芽植物 (Phanerophytes) (拉丁语 <i>phaneros</i> , 可见的)	多年生芽伸入大气且暴露在各种气候条件下。乔木和灌木，高于25厘米，为潮湿及温暖环境中的典型植物。
地上芽植物 (Chamaephytes) (拉丁语 <i>chamai</i> , 在地上)	多年生枝及芽位于地表至高于地表25厘米之间，芽受到落叶及雪被的保护，为寒冷及干旱气候下的典型植物。
地面芽植物 (Hemicryptophytes) (拉丁语 <i>krypos</i> , 隐藏的)	多年生芽位于地表因而受到土壤和落叶的保护。许多植物具莲座状叶的特征，这是寒冷、潮湿气候下的特点。
隐芽植物 (Cryptophytes)	多年生芽埋于地下，生于鳞茎或根茎上，以免于冰冻和干旱的危害。隐芽植物是寒冷、潮湿气候中的典型植物。
一年生植物 (Therophytes) (拉丁语 <i>theros</i> , 夏季的)	一年一次在一个季节中完成从种子到种子的完整生命周期。植物以种子形式渡过不良时期，为沙漠和草原的典型植物。

分数表示，从而提供了一个该地区的生活型谱，反映了植物对该环境，尤其是气候的适应（见表7-2和图7-1）。一个具有高百分数高位芽植物的群落表示温暖气候的特点。一个大多由地上芽和地面芽植物组成的群落则体现了寒冷气候的特点，而一个一年生植物占优势的群落则表现了荒漠的特点。

垂直成层性

群落的一个明显的特征是自然的和生物的垂直成层性（见图7-2）。群落的成层性很大程度上是由植物的生活型——植物的大小、分枝以及叶子——所决定的，反之，植物的生活型又影响着光的垂直梯度，并被垂直梯度所影响。植物群落的垂直结构提供了适合于许多种动物生活的自然结构。例如，一个发育良好的森林生态系统有若干植被层次，从上到下是林冠层、下木层、灌木层、草本层或称为地表层，以及森林地被层。继续往下还能分为根层和土壤层（见第六章）。

林冠层是能量固定的主要场所，对森林的其它层次具有重要的影响，如果它完全开放，充足的阳光就会到达较低的层次，灌木和下木层就会很好地发育起来。如果林冠层郁闭了，灌木层，下木层甚至草本层都将发育不良。

下木层由高大灌木〔如莢蒾 (*witch hazel*)〕、下木（如梾木属和鹅耳枥属植物）以及幼树组成；这些幼树有的是与林冠层树种相同的种，其它的则是另外的种。那

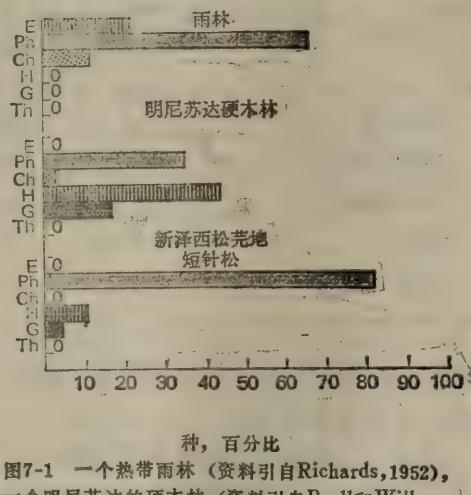


图7-1 一个热带雨林（资料引自Richards, 1952），一个明尼苏达的硬木林（资料引自Buell和Wilbur, 1948）和新泽西州的松莞地（资料引自Stem和Buell, 1951）的生活型谱

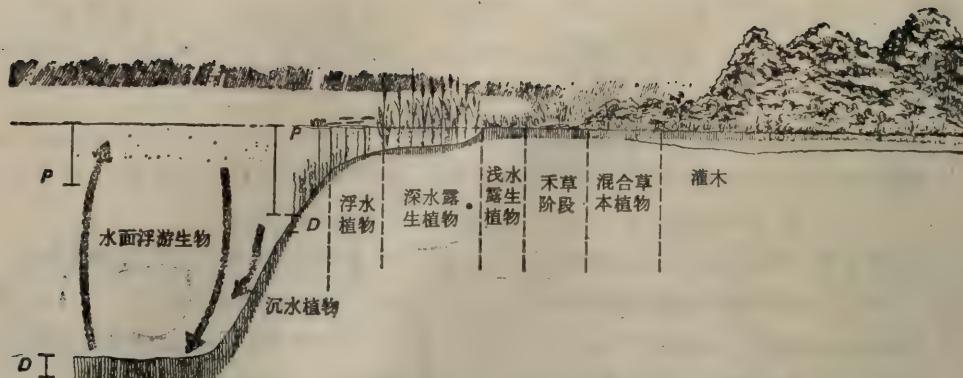


图7-2 从水生到陆生群落的垂直剖面观，说明了各个群落的一般特性。不论是水生群落还是陆生群落，其共同点在于它们在底部都有一个分解和更新带和在顶层有一个能量固定带。在从水生阶段向陆生阶段的演替中，群落的成层性和复杂性逐渐提高。在水生群落中，生物量贮存不多。在陆地群落中生物量贮存随生态系统的成熟而增加〔图中 P 表示生产 (production)，D 表示分解 (decomposition) 〕

表7-2 主要生态系统的生态型谱

群落	高位芽植物	地上芽植物	地面芽植物	隐芽植物	一年生植物
	Ph	Ch	He	Cr	Th
北极冻原	1	23	61	13	2
温带落叶林	15	2	49	13	12
亚热带森林	34	23	10	5	15
雨林	54	6	12	3	16
荒漠	26	7	18	7	42

些不能忍耐蔽荫和竞争的种将死去，而耐荫种和耐竞争的种将最终在一些老树死后或被收获之后到达林冠层。

灌木层随着森林类型的不同而异。在南坡生长的栎树林中，乌饭树是最能刻划其特性的，在湿润的山凹森林中生长着水牛果 (buffalonut)、绣球花属和杜鹃花属植物。在北方阔叶林中，莢蒾、槭叶莢蒾以及条纹槭是常见的。草本层的性质决定于土壤水分条件、坡位、下木的密度以及坡向的变化，所有的林内草本层，没有一个不是从一个地方到另一个地方变化着的。最下一层，即地被层，已经作为立地而进行过讨论 (见第六章)，在这一层进行着森林枯枝落叶分解作用的重要过程，并在该层营养物质被释放回营养物质循环之中。

森林中生物的多样性直接牵涉到森林层次的数量和发展。如果某些层次消失了，那么被这些层次所庇护并提供食物的那些动物，也就随之消失。因而，一个发育良好的森林支持着丰富的生物多样性，而这些生物一般却总不受重视。

其它的生态系统，尽管没有如此高度的成层结构也还是具有一些相似性。草原具有草本层、地被层或称为覆盖物层，以及根层；枯枝落叶层在草原上比在任何一个其他的生态系统中都更为明显。

水生生态系统中，例如湖泊和海洋，具有根据光线透過程度、温度垂直变化和氧垂直变化而确定的层次（见图13-1）。在夏季，成层性良好的湖泊具有一层自由循环的表层水，即湖上层（epilimnion）；以及第二层，即变温层（metalimnion），斜温层（thermocline）为该层主要特点；湖下层（hypolimnion），即深处水密度较大的、寒冷的一层，大约有4℃*，这一层氧气含量通常很低，还有底部的淤泥层（见第十三章）。此外，根据透光程度，又可分出另外两个结构层：上层大体上与上湖层一致，受植物性的浮游生物所支配，并且是光合作用的场所，而下层则分解作用最为活跃。这下边的一层大体上与下湖层和底部淤泥层相当。

不论是陆地的还是水生的生态系统都具有相似的生物学结构。它们都具有一个自养层，这一自养层是在光线最为有效的地方，在这一层中固定日光能，并从有机物质制造食物。在森林中，此层集中在林冠；在草原中，集中在草本层；在湖泊和海洋里，则在水的上层。生态系统还具有异养层，异养生物利用自养生物贮存的食物，通过食草类和最广泛意义上的捕食（predation）来传递能量，循环物质并进行分解作用。

群落中每一个垂直层次都具有其自己的、多少有些特征的生物。虽然在层次间会发生很大的交换，但是许多高度活动性的动物还是把自己的活动限制在很少几层之中，特别是在繁殖季节。这类交换反映了湿度、温度、光、酸度、水中氧气含量以及其它条件的日变化和季变化，或者反映了生物为完成生命周期而产生的不同需要。例如，D. L. Pearson (1971)发现栖居于秘鲁的热带干旱森林上层的鸟类在中午移栖到下层有几个原因：寻找食物（由于昆虫移到下层），躲避炎热和太阳辐射，以及保存体内水分。一般来说，群落的垂直成层性发育得越好，其中的动物就越多，因而高度低、层次少的草原上，种类就比高度层化的高大的森林中的种类贫乏（见Karr和Roth, 1971）。

水平成层性

水平成层性与生物的分布有关，主要与地表或冠层的植物分布有关。与垂直成层性一样，水平成层性也能影响某些动物生活类型的出现和消失。植物分布格局绝大多数在不同程度上呈群团状分布（这种群团状分布将在第九章详细讨论）。在陆地生态系统中，植物的分布是受种子的传播性质和无性繁殖的性质影响的。具有风播型种子的植物可能分布广泛，而具有重的种子或明显地依靠无性繁殖的植物则在母植株旁呈群团状。森林中的草本植物在光斑到达的林地处呈群团状。土壤的性质、结构和水分条件，也影响着植物的分布。一种明显的水平成层性类型是成带现象（zonation），这主要是由于气候或土壤条件的不同而引起的，这些条件妨碍或阻止根生植被（rooted vegetation）的发展。这种类型的成层性在池沼边和泥塘旁最为明显（见第十四章）。

群落交错区（ecotones）。两个或两个以上的不同群落相结合的地帶叫做群落交错区（见图7-3）。这种过渡地带可以窄，也可以宽，可以是局部的（如森林与旷野之间的地带），也可以是区域性的（如森林和草原之间的过渡）。

有三种群落交错区的类型已被确定（Daubenmire, 1968a）。一种是突然过渡，这是环境条件突然变化的结果，例如土壤类型或土壤排水的突然改变。第二种是由于植

* 原文为40℃，应该是4℃。——译者注

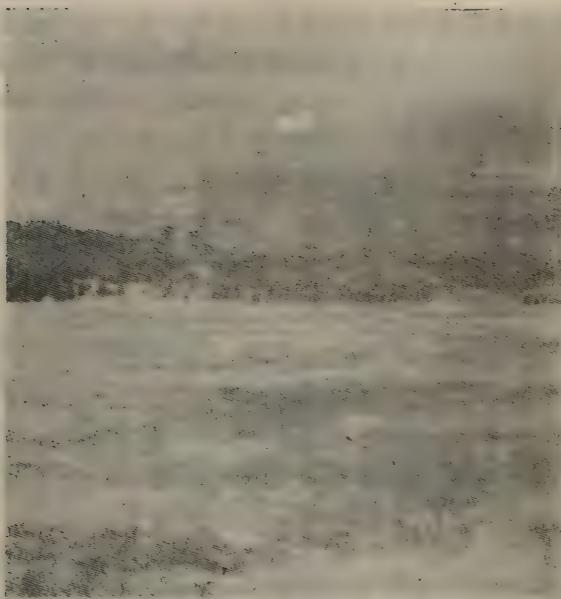


图7-3 南达科他州黑山西部的针叶林与矮草原衔接的一个广阔的地理群落交错区

有一些狩猎动物被认为是边界上的居民，事实上，它们在一年中要求多样的群落和群落交错区。例如，批肩鸡 (*Bonasa umbellatus*) 要求具有丰富的草本植物和矮灌木的新疏伐林，茂密的实生苗林，可提供巢穴隐蔽场所的杆材林分，以及可提供冬季食物的成熟林。由于批肩鸡在10—20亩的大面积上活动，这样大片地方必然能供给它们所有的季节性需要物 (Gullion, 1970)。

种 的 优 势 度

总的来说，群落的性质不是受自然条件的控制就是受某些生物作用过程的控制，自然条件即非生物条件，如基质、水分的缺乏和波浪的作用等。生物控制的群落常常为能够改造环境的一个物种或一组物种所控制。这些生物就叫做优势种。

要描述一个优势种或确定一个优势种不是一桩易事。一个群落中的优势种可能是数量最多、具有最高的生物量，占据最多的空间的种，对于能流和物流具有最大的贡献，或以某些其他方式控制或影响群落中其它物种的那些种。

在实践中，一些生态学家已经把那些数量上占优势的作为优势种。但仅仅在数量上多还是不够的。例如，一个植物种能广布于整个面积上，但是对群落整体却发挥不了多大的影响。在森林中，小树和下木能够占据数量上的优势，然而群落的性质都是受少数遮盖在这些小树之上的大树的控制。在这种情况下，优势生物体就不是那些具有最大数量的种，而是那些具有最大生物量的种，即那些占据绝大多数林冠面，因而控制光的分配的种了。生态学家们通过生物量和底面积测算了这些优势种。或者说，优势生物可以是相对不足，但可以通过其活动来控制群落的性质。例如肉食性的海星 (*Piaster*) 捕食了大量的伴生种类，从而降低了这些伴生种之间的竞争，因而若干不同的被捕食种能

物的相互作用，尤其是竞争而导致的急剧过渡。第三种类型是两种或两种以上相邻植被类型的混合。在第二和第三种类型中，竞争力较强的植物从群落交错区的一边尽其所能向外扩展。超过了其所能扩展的最远点，就被相邻群落的竞争者所占据。结果，群落交错区就显示出一种两侧显著的种类的优势替换；群落交错区也可以包含一些倾向于侵入这类过渡地区的高度适应的种。正因为如此，生物的多样性和密度常常在这样的地区最高 (Leopold, 1933)。这种现象称为“边缘影响” (edge effect) (见 Johnson, 1947; Good 和 Damback, 1943)。

够共存 (Payne, 1966)。如果这个肉食者被移走,许多被捕食种就会消失而有一种就会成为优势种。实际上,该肉食者控制了群落的性质,应该被认为是优势种。

优势度的概念引伸出某些含义,首先,从能流和营养物质循环的观点上看;优势种可以不是群落中最基本的种类,尽管在事实上经常是这样。优势种通过占据生态位空间(本章后面将讨论这个问题)而得到其地位,而此空间也有可能被群落中其它种所占据。例如美洲栗由于枯萎病而被从栎-栗林中排除出去后,其位置就会被栎树和山核桃树所取代。虽然优势种常常影响着其它营养级上的种群,但是优势度却必须与占据同一营养级的种类有关。如果一个种或一小组种要获得优势地位,它就必须与具有相同的生态要求的种的总种群有关。一个或几个种成为优势种是由于它们能够比同营养级上其它的种更为有效地开拓环境中必需物质的范围。从属种的存在则是因为它们能够占据那些优势种不能充分利用的生态位和位置。因而,优势生物是能够利用其宽范围生理耐性的多面手,而从属种则在环境需求上较为专一,并且在其生理忍耐上比较有限。

被任何一个种所表达的优势度等级,看来部分地依赖于群落所占据的物理和化学梯度上的位置。在一个湿度梯度的特定点上,种A和种B可能是优势种。而当此梯度变得较干旱时,就可以假设种B成为群落中的从属种,其优势种位置让给第三种C。营养物质的富化能够改变群落的结构。源源流入过量污水使湖泊中消耗营养物质少的各种各样硅藻群被少数能利用富养系统 (nutrient-rich system) 的蓝藻所取代(见 Edmundson, 1970)。

为了确定优势度,生态学家已经使用了若干种方法。一种方法是通过比较一个种的数量和所有种的总数而计算出该种的相对丰富度。另一种方法是测量相对优势度,即一个种占据的底面积与总的底面积的比率;还有一种方法利用相对频度。常常将三种计算联合起来从而求出每个种的重要值 (important value)。这个指标是以这样一个事实为基础的,即大多数种类通常并不能在群落内重要性上达到高的水平,但是那些达到高水平的却充当了标准种或指示种。一旦一个林分内的种重要值已经得到,就能够以重要值为据而找出主要的优势种,再根据主要的优势种将林分分组。这种技术在那些处于一定环境梯度上的群落的研究和排序上是有用的(见后面的讨论)。

物种多样性

种的优势度含有在一个特定的群落中一些生物比另一些更丰富的意思——这是各种生态系统的一个几乎最普遍的特点。在构成群落的种的排列中,较少的种是丰富的,而大多数种数量却很少。你能够通过自己查数一些样地中各种不同植物的个体数目和确定各种个体数占总体数目的百分数来发现这个特点。表 7-3 表示一个由DBH (胸径) 大于 4 英寸的24个乔木树种组成的成熟森林的结构。其中两个树种,美国鹅掌楸和白栎占了整个林分个体数目的几乎44%。3 个次丰富种——糖槭、红花槭和美洲山毛榉——每种只各占 5 % 多一点。有 8 种*各自分别占整个林分的 1.2% 到 4.6%。而其余的 10 种合在一起大约占整个林分的 5 %。另一个样地则表现了一个与之有些不同的情况。这体

* 应为 9 种,是否为笔误或印刷错误。——译者注

现在表 7-4 中的资料，表示了一个由10种组成的群落，其中两个种，美国鹅掌楸和美国檫木，占了整个林分的84%。从而这两个林分说明了少数几个普通和许多个体稀少的种伴生的格局。

表7-3 西弗吉尼亚一个成熟落叶林的植被结构

种	数 量	百分比
美洲鹅掌楸 (<i>Liriodendron tulipifera</i>)	76	29.7
白栎 (<i>Quercus alba</i>)	36	14.1
美洲黑栎 (<i>Quercus velutina</i>)	17	6.6
糖槭 (<i>Acer saccharum</i>)	14	5.4
红花槭 (<i>Acer rubrum</i>)	14	5.4
美洲山毛榉 (<i>Fagus grandiflora</i>)	13	5.1
美洲檫木 (<i>Sassafras albidum</i>)	12	4.7
赤栎 (<i>Quercus rubra</i>)	12	4.7
柔毛山核桃 (<i>Carya tomentosa</i>)	11	4.3
野黑樱 (<i>Prunus serotina</i>)	11	4.3
滑榆 (<i>Ulmus rubra</i>)	10	3.9
小糙皮山核桃 (<i>Carya ovata</i>)	7	2.7
心果山核桃 (<i>Carya cordiformis</i>)	5	2.0
光滑山核桃 (<i>Carya glabra</i>)	3	1.2
多花狗木 (<i>Cornus florida</i>)	3	1.2
美国白蜡树 (<i>Fraxinus americana</i>)	2	0.8
美洲鶴耳枥 (<i>Carpinus caroliniana</i>)	2	0.8
洋玉兰 (<i>Magnolia grandiflora</i>)	2	0.8
美洲榆 (<i>Ulmus americana</i>)	1	0.39
黑胡桃 (<i>Juglans nigra</i>)	1	0.39
黑槭 (<i>Acer nigra</i>)	1	0.39
洋槐 (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	1	0.39
酸叶树 (<i>Oxydendrum arboreum</i>)	1	0.39
臭椿 (<i>Ailanthus altissima</i>)	1	0.39
总计	256	100

这两个表（表 7-3、表 7-4）说明了一个群落之内种的分布的另外的特征——种的富有度 (richness) 或丰富度 (abundance) 和种内个体分布的均匀度 (evenness)。在表 7-3 中所描述的林分中，其种就比表 7-4 所描述的林分的种较为富有，并且前者种内个体分布的均匀度也高于后者。

种的富有度和种的均匀度这两个参数对于估量群落物种多样性的另一个属性是有用的。一个具有许多个体数较少的种的群落，其多样性将比一个具有相同的总个体数的，

表7-4 西弗吉尼亚一个落叶林的植被结构

种	数 量	百分比
美洲鹅掌楸 (<i>Liriodendron tulipifera</i>)	122	44.5
美洲檫木 (<i>Sassafras albidum</i>)	107	39.0
野黑樱 (<i>Prunus serotina</i>)	12	4.4
荷花玉兰 (<i>Magnolia grandiflora</i>)	11	4.0
红花槭 (<i>Acer rubrum</i>)	10	3.6
赤栎 (<i>Quercus rubrum</i>)	8	2.9
灰胡桃 (<i>Juglans cinerea</i>)	1	0.4
粗皮山核桃 (<i>Carya ovata</i>)	1	0.4
美洲山毛榉 (<i>Fagus grandiflora</i>)	1	0.4
糖槭 (<i>Acer saccharum</i>)	1	0.4
总 计	274	100

但大多数个体都限制在少数几个种中的群落要高一些。

为了对物种多样性定量，以便于比较，已经提出了许多指标。尽管计算这类指标的细节最好留给较长篇的和较高级的课本去解决（见Smith, 1974），但对其中一个指标做一下简短的讨论，以说明种的多样性的一些性质还是必要的。

Shannon-Wiener指数是由以下公式计算的：

$$H = - \sum_{i=1}^s (p_i) (\log_2 p_i)$$

式中：

H = 物种多样性

s = 种的数目

p_i = 第 i 种个体数与总个体数的比值。

这样这个指数就考虑到了物种数及其相对丰富度。我们用这个公式来计算上面两个表所描述的两块林地的多样性指数 H ，表 7-3 所描述的第一块林地的多样性指数值是 3.59，表 7-4 所描述的第二块林地则为 1.87。

至此物种多样性被作为在一特定地区内相似群落比较的量度。物种多样性在检验地球生态系统上也是有用的。如果从热带出发穿过温带向北旅行到北极带，人们就会发现动植物的数目随着纬度的增加而下降。在哥伦比亚，巢居鸟的种类大约是 1395 种，到了巴拿马，降为 1100 种，在佛罗里达，为 143 种，在纽芬兰，减至 118 种，而到了格陵兰就仅有 56 种了 (Fisher, 1960)。你还可以在哺乳类 (Simpson, 1964)，鱼类 (Lowe-McConnell, 1969)、蜥蜴 (Pianka, 1967) 和树木 (Monk, 1967) 中发现相似的情形。多样性指数从冷到暖递增。

但是多样性的梯度变化并不限于从热带到极地的纬度变化上。在海洋中，物种多样性从食物丰富但环境易变的大陆架到食物较少但环境恒定的寒冷的深海逐渐提高。在北美，从东到西陆地的繁殖鸟类 (MacArthur, 1967) 和哺乳兽的种类 (Simpson, 1964)

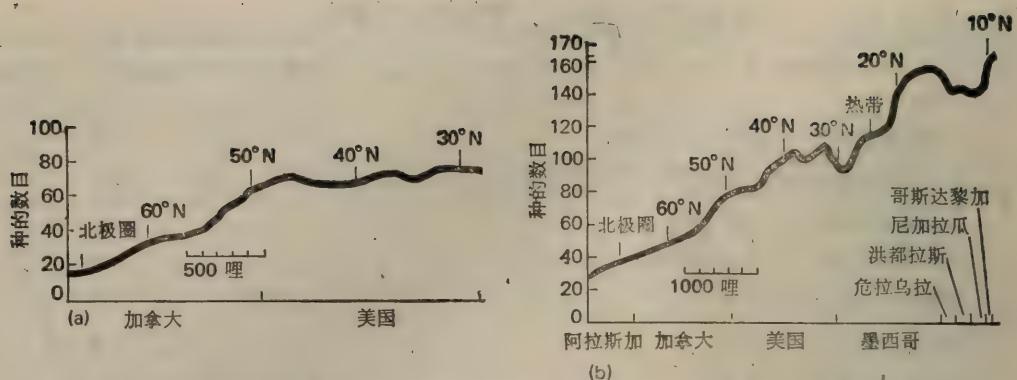


图7-4 横贯大陆的动物的多样性受反映纬度和高度变化中的温度和湿度变化的影响。(a) 从大西洋穿美国中部到太平洋的北美哺乳动物的种的密度; (b) 从北极到墨西哥海岸的北美哺乳动物的种的密度 (引自Simpson, 1964)

(见图7-4)，以及两栖类和爬行类 (Kiester, 1971) 的种类都渐增。在山区通常生活着比平原更多的种类，而半岛一般则比相毗邻的大陆区域的种要少。

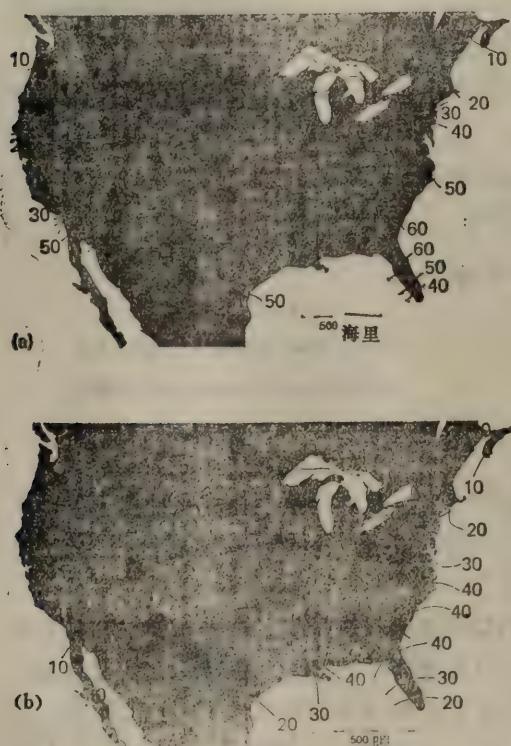


图7-5 (a) 出现在爬行类和两栖类中最为明显的纬度变化。作为变温动物 (poikilothermic) 和外温动物 (ectothermic)，爬行类在炎热的沙漠地区和北美的低纬度地区具有最大的密度 (引自Kiester, 1971)。
(b) 作为不仅是变温动物而且对湿度条件极端敏感的动物，两栖类多样性最高的地区是阿巴拉契亚中部地区，然后向北，向南，向西，其多样性渐次减低。在大陆的干旱和寒冷地区，它们的多样性指数最低 (引自Kiester, 1971)

远离陆地或很小的岛屿上的生物种要比大岛和那些靠近陆地的岛屿上的生物种少 (MacArthur和Wilson, 1967)。岛屿上生物种的数量取决于到达岛上的替换种 (replacement species) 的到达率和它们能存活多长时间。岛屿距陆地愈远，大陆种的到来就愈慢，岛上那些趋于灭绝的种为新种所取代的进程也就愈慢。大岛屿由于其生境更为多样，能够吸引更多的种，并且其面积也能够养育大的种群，因而具有比小岛屿更多一些的种。因为移入速率和灭绝速率趋向于平衡，人们就可以通过得知岛屿的大小及其与大陆距离的远近而预言其种的多样性 (见图7-6)。

在北美从东到西陆地繁殖鸟类和哺乳类的物种多样性逐渐增加。这种沿东西梯度增加的多样性与水平和垂直环境的多样性的增加有关。北美东部的地形和气候环境较为均匀，因而那里存在的种类数量就少于美国西部。然而爬行类和两栖类在北美东部的种数却多于西部，大概是由于那里更为适宜的湿度条件 (见图7-5)。

生态位

群落的物种多样性表明有些群落可以比其它群落更好地将其资源在许多种的个体中进行分配。这就是说，这些群落具有更多可充填的位置和更多的利用资源的途径。

这种群落中的位置或功能角色 (functional roles) 能被认为是生态位 (niche)，而群落也能被看成是生态位的集合。

生态位的概念最早是由鸟类学家 Joseph Grinnell 提出的

(1917, 1924, 1928)。在他对加利福尼亚嘲鸫科 (Mimidae) 及其它鸟类的研究中，他提出生态位可以被看成是一个生物种所占据的整个环境的细分单位：即“.....每个种被其结构和功能的限制所束缚的最终分布单位。”他描述的基本上是种的生境。

Charles Elton (1927) 在其经典著作《动物生态学》中以为生态位是生物在群落内的基本角色——它做什么，对其食物和天敌的关系。这种观点基本上是强调种在群落中的占有的地位及它的“职能” (profession)，1959年 G. E. Hutchinson 提议生态位应被理解为一种生物生活和繁殖的环境条件的整个范围。Hutchinson 的概念最先将生态位限定在影响种的环境变量上，例如光、温度、湿度、植被的高度和时间。如果在环境变量上再加上生物变量，那么生态位的这个概念就同时考虑生物的所在以及它在群落中的功能了。

以另一种方式思维，群落可以被认为是许多环境变量和功能变量的集合，这些变量中的任何一个都能被认为是一个无穷多维空间中的一个点。Hutchinson 将其命名为超体积 (hypervolume)。生态位对于任何一个种来说都将是该种能够生存于其中的所有环境变量和机能变量的上下极限。在任何一个群落内，一个不受来自其它种的任何干扰的种，将占据群落内该种适应的耐性极限内的各种变化的整个区间。这就是种的基础生态位 (fundamental niche)。但是一个营养水平上的一个物种，很少能构成一个群落的。其他的物种也同时存在。它们之间的竞争关系迫使这些生物种类压缩其所占据的空间或超维空间。一种生物实际生存在群落内的环境条件组合就是该种的实际生态位 (realized niche)。

试举二例，一个是关于鸟类的，一个是关于植物的。Root 于 1967 年在加利福尼亚栎树林中研究灰蓝食蚊莺 (blue-gray gnatcatcher) 对生态的利用。他部分是通过其食物的大小和其被捕食的高度 (见图 7-7) 来表示鸟的生态位的特点的。按此例人

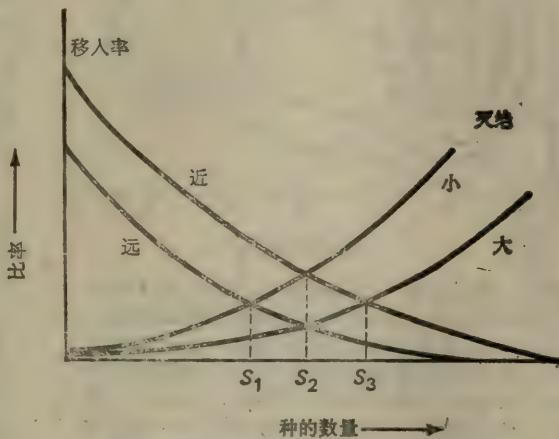


图 7-6 根据岛屿平衡模式 (island equilibrium model)，迁入速率与迁出速率平衡。当与大陆距离相等时，大岛上种的数目要多于小岛上种的数目。靠近大陆的小岛上种的数目与远离陆地的大岛上的种数相似 (引自 MacArthur 和 Wilson, 1967)

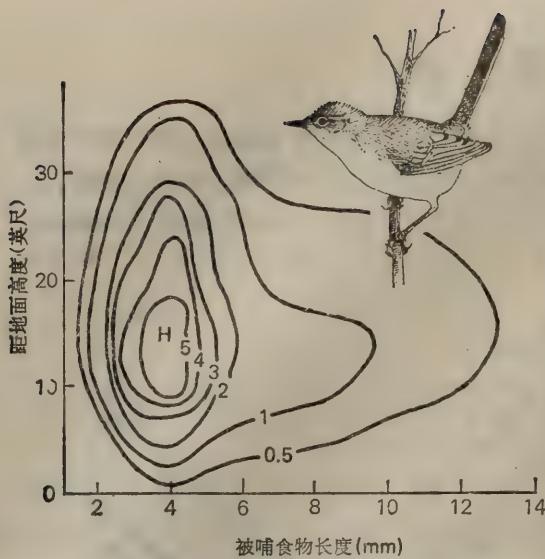


图7-7 蓝灰食蚊莺 (*Polioptila caerulea*) 基于两个变量的生态位空间：捕获物的大小和捕食离地面高度。恒值线在图上标出了加利福尼亚栎树林中成熟的食蚊莺在7—8月份孵化期的捕食频度。（根据全部食物在两个维度上的分布）。最大的反应水平是H。它表示最适条件。从最适条件向外扩展的恒值线表明降低的反应水平。外边的恒值线是用来说明被认为是基础生态位的外部边界。尽管在野生条件下它所表现的大概只是这两种变量构成的实际生态位的外部边界（关于生态位分析的详细讨论请见 Basile Maguire, Jr., *American Naturalist*, Vol. 107, pp. 213—246）。（图根据 Root, 1967年的资料引自 Whittaker 等, 1974, 资料引自 Root, 1967）

当禾草和非禾草种都被去除后才增加。图7-8解释并表示了这两种的生态位。小酸模 (*R.*) 的基础生态位与禾草 (G) 和非禾草种 (D) 二者的基础生态位相互重迭，只有当这些竞争者全都被排除以后，小酸模才能实现其基础生态位。然而酸模 (*R. acetosa*) 的基础生态位只与禾草的基础生态位相重迭，禾草的去除就可以使之扩展并布满其基础生态位。注意苗木的生态位与成熟植株的生态位是不同的。这就指出生物的基础生态位和实际生态位随着其自身的生长和发育能够发生变化这样一个事实。具有复杂生活周期的昆虫在幼虫时期能够占据一个生态位空间而到成虫期又占据另一个完全不同的生态位。其它的生物成熟时其生态位空间也可能改变，因为它们长大时，其食物和掩蔽的需要都变化了。

酸模属的这个例子提出了关于生态位重迭的问题。这种现象出现在当两种生物使用同一种资源（如食物）时。因而生态位的概念就与种间的竞争排斥和竞争关系紧密相关联着，这在第十章将要详细讨论。基本上说，竞争排斥理论声称没有两个种能够存在于同一生态位中。通过自然选择，二种之一将灭绝，或者其中一个种或两个种都进入不同的生态位中。如相同大小的食物（如种子）为食的两个种，就象图7-9所表明的那样，生态位用两条轴线作图，一条表示食物大小，另一条表示有机体生存和繁殖后代的能

们可能会认为这种鸟的食物体积最大范围是从1mm到3mm，其捕食区间在地面到11英尺高，从而认为其基础生态位就是如此（虽然大体上并非如此）。从捕获频度和胃容物分析表明，此种食蚊莺生态位中心是占据8至18英尺高度的体长3—5mm的昆虫组成。高度和食物维度从此中心向外扩展得越远，食蚊莺的生态位与其它种的生态位的重迭面就越大。根据竞争等级，其实际生态位的边界就可能被任何一轮廓值线所划定。

Putwain 和 Aarper (1970) 研究了酸模属 (*Rumex*) 中两个种——酸模 (*Rumex acetosa*) 和小酸模 (*R. acetosella*) 的种群动态，这两个种各自生长在两个不同的草原上。二者必然要与禾草和其它草本种发生竞争。为了确定这两个种之间的关系，他们以特异的除莠剂处理不同小区的植物以选择地去除：（1）禾草；（2）非禾本科草本植物，但酸模种除外；（3）酸模属的种。酸模在禾草被去除后迅速增加，但是小酸模却仅仅

力或其适应性的高低。在第一图中，两个物种竞争同一食物。由于种1具有比种2更高的适应性，从而种1在两生态位的重迭区具有有利条件。重迭区以外，种2的个体才将生存并繁殖后代。因而喜食大种子的个体的适应性将增加，而种2的适应性将发生转移，直到两个种各自适应了以不同大小的种子为生时为止，即使如此，生态位的某些重迭仍会存在。生态位重迭区的大小通常与对资源的竞争等级成比例（切记竞争所涉及的仅是一种短缺的资源）。在极端的情况下，相邻二生态位可能不存在重迭，另一种极端情况下两个种的基础生态位又可能完全重迭，就象酸模苗期（Seedling）和禾草的情形。在此情况下，酸模籽苗是完全占上风的。然而在大多数情况下，基础生态位是部分地重迭。某一部分生态位空间被共用而另一部分互相排斥，从而使得生物能够共存。

对于两个种以上的情形，尤其是有关系的属，通常在一个特定群落中共用一种资源，例如一定大小的昆虫和种子。一组种共用一种资源从而占据了紧密相关的或相重迭的生态位，这些种可被认为是一个依赖集团（guild）。因而在鸟类中可以有食种子依赖集团、食飞虫依赖集团、食果实依赖集团等等。表示这种依赖集团的一个例子是四种欧洲雀科鸣鸟的情形：这四种鸟是白腰朱顶雀（*Acanthis flammea*）、赤胸朱顶雀（*Acanthis cannabina*）、绿金翅雀（*Carduelis chlores*）、锡嘴雀（*Coccothraustes coccothraustes*）（见图7-10）。虽然四种鸟所食种子的大小有很大的重迭，但是每种利用一定的种子大小范围却比其它种更为充分（Newton, 1973）。白腰朱顶雀、赤胸朱顶雀、绿金翅雀具有短且宽阔的嘴，并主要从那些种子直接贴于枝干或包在荚果和蒴果之中的植物上取食。三者之中，白腰朱顶雀的嘴最小，主要以白桦和禾草的小种子为食。赤胸朱顶雀具有中等大小的嘴，主要以农田杂草，如繁缕（*Stellaria*）和酸模（*Rumex*）的种子为食。此组中绿金翅雀的嘴最大，主要以谷物的大种子以及悬钩子（*Rubus*）、鹅耳枥（*Carpinus*）

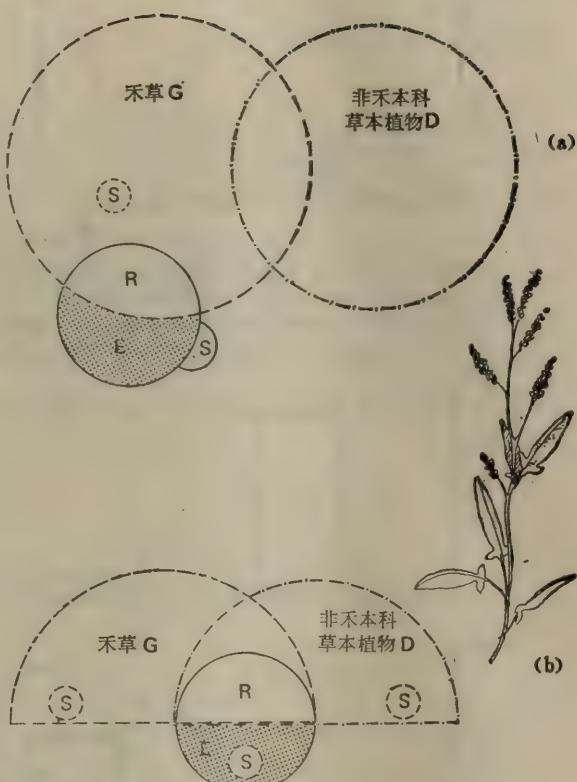


图7-8 混合草原上酸模（*Rumex acetosa*）(a) 和小酸模（*R. acetosella*）(b) 的生态位关系的图解说明：在每一个图中，禾草种（G——）的基础生态位和非禾本科种，包括酸模属各种（D——）的基础生态位都表明有重迭面积。酸模属各种（R）用实线表示，其实际生态位用影线表示。（E）是当非禾本科单独存在时酸模的基础生态位的一部分并且不与（G）和（D）的基础生态位相重迭。籽苗的基础生态位由标志“S”的圆圈表示，注意籽苗的基础生态位被包含在禾草和非禾草种类的基础生态位之内*。（引自Putwain和Harper, 1970）。

*是否是“不被包含”之误，见图7-8(a),(b)。——译者注

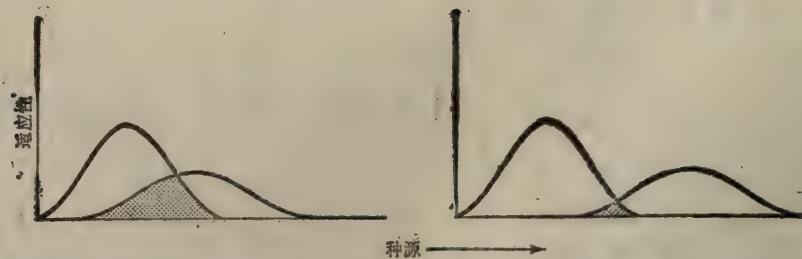


图7-9 两个种占据由食物大小及其适应性所限定的相当一致的生态位的假想情形。在生态位重迭区内，种1具有最高的适应性和有利条件。因为仅仅那处于重迭区以外的种2的个体才能生存和繁殖，所以选择将有利于该种群的这一部分。适应性将发生转移，直到两个种都适应了不同的种子大小，虽然此时部分重迭仍然存在。

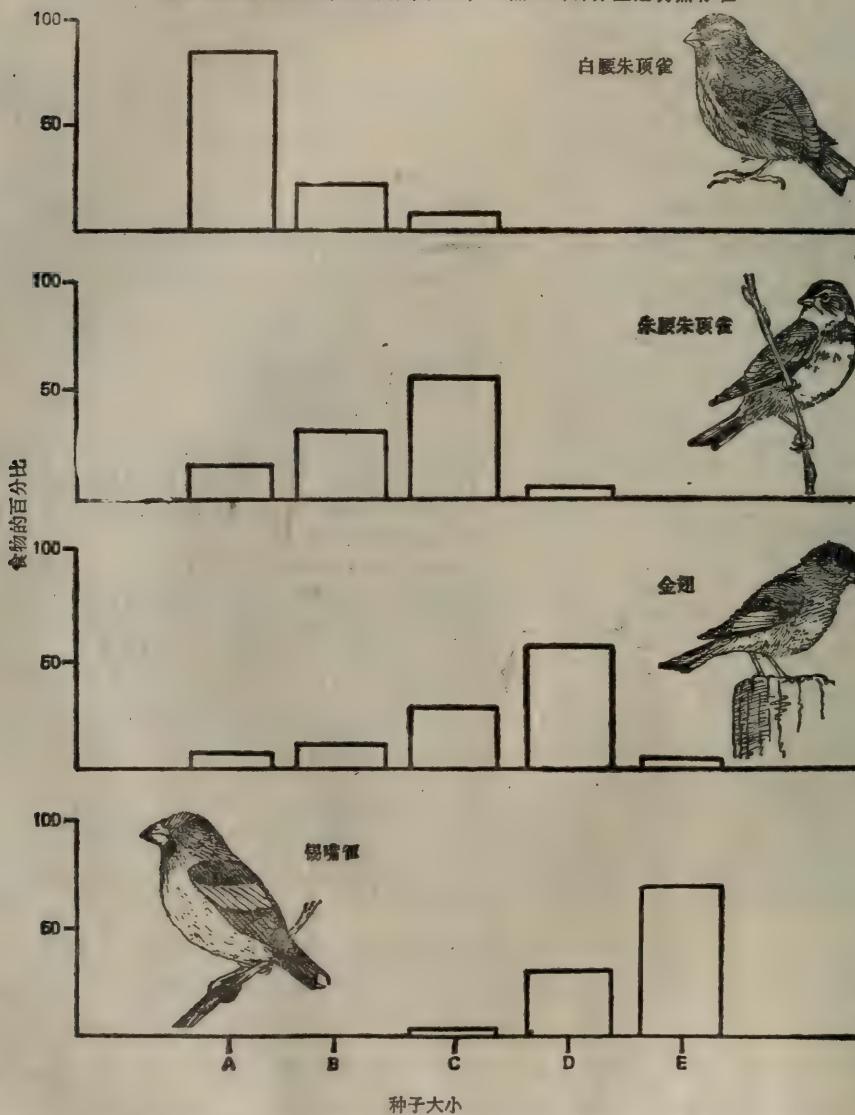


图7-10 具有不同大小的嘴的食种子雀类依赖集团的食物生态位。四种鸟能够利用不同大小的种子，从而减低了对食物的竞争，并对食物资源有了更好的利用。从A到E种子大小递增 (I. Newton, *Finches*, Taplinger Publishing Co., New York, 1973)

和蔷薇 (*Rosa*) 之类的果实为食。锡嘴雀具有一个大的圆锥型的嘴，大头和能使嘴张大的颤肌，能够吃掉象樱桃 (*Prunus*) 和油橄榄 (*Olea*) 那样坚硬的种子，也能吃进榆树和朴树那样较软的种子。

为了简单起见，生态位空间通常只通过一个或几个变量来测定，例如空间的利用，捕食高度或巢居高度，林冠内的位置，食物的大小，形态的差异。各种生物取食的垂直区域是有限的。例如，在一组北美鸣禽种中，有些限定自己在林冠中捕食，有些则在外层枝权上，还有的在较低矮的枝上。在欧洲山雀中同样也存在着这种区别 (Lack, 1971) (见第十章)。甚至在同种雌雄之间也存在捕食空间的区别。例如雄性美洲红眼绿鹛 (*red-eyed vireo*) 在上层林冠中捕食，而雌性的则在较低层林冠中，二者的捕食区域仅有百分之35的重迭 (见图7-11) (Williamson, 1971)。虽然利用的是相同的食物，但各自在不同的层次中获得。许多种啄木鸟，雌、雄之间在捕食区域上也存在

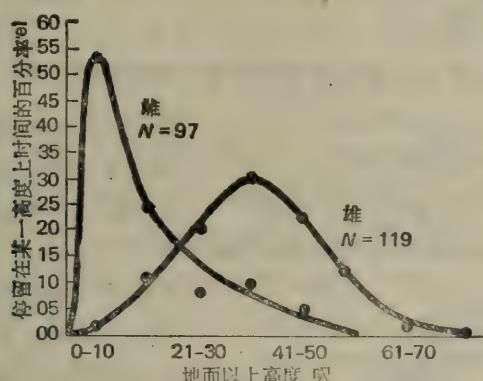


图7-11 美洲红眼绿鹛 (*Vireo olivaceus*) 雌、雄的捕食高度的分离。雄性的平均高度为37.1英尺；标准差12；标准误1.0；区间9—55。雌性平均高度为14.2英尺；标准差10.8；标准误1.1；区间2—50。(引自Williamson, 1971, 经Duke大学出版社准许)

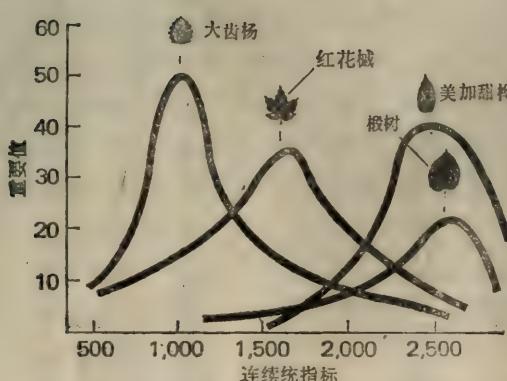


图7-12 在一个连续统指标上一些森林树种的分布(由Curtis 和McIntosh, 1951的资料改写)

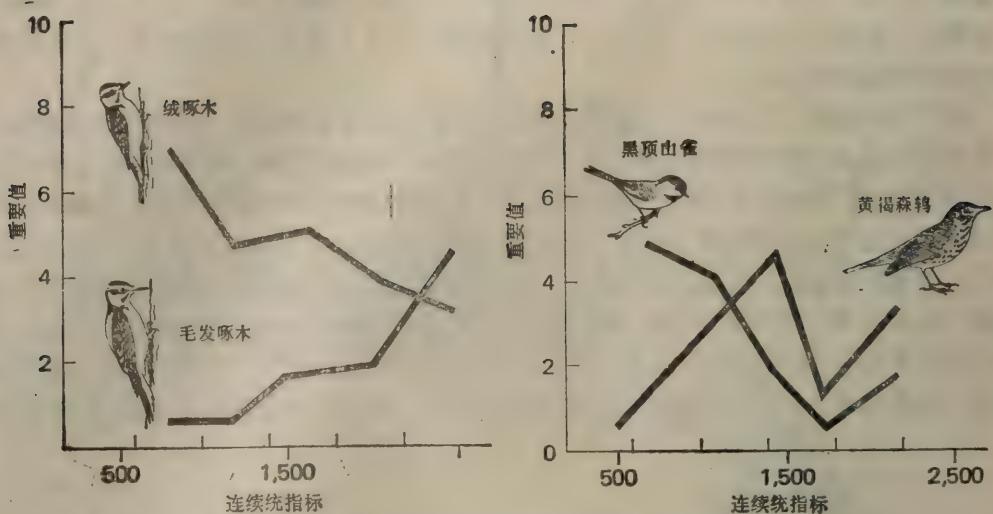


图7-13 沿一个植被梯度几种鸟的分布 (改写自Bond, 1957)

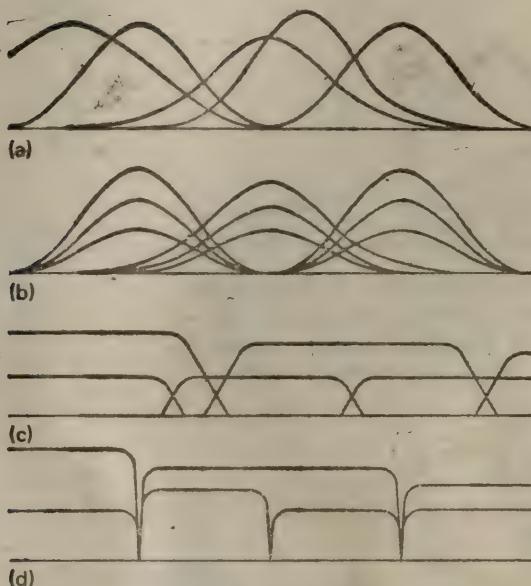


图7-14 沿环境梯度的四种类的分布模型。 (a) 在一个环境梯度上种的丰富度相互独立，因而沿梯度上几个种的共同作用就变成单个种对该梯度的反应。

(b) 一个种的丰富度与其他的种相联系。两个或两个以上的种总是被发现为互相联合。 (c) 一个种在一个环境梯度上的分布与其它种互相独立，但是每一种的丰富度和分布边界由于种间竞争而被明显地限制在梯度的某一点上。 (d) 一个种的分布明显地被某种环境变量的变化所限制。这是交错群落的特征

(generalized)。一个具有窄生态位的种，则被以为是比较专化的 (specialized)。这个假说导致出认为具有宽生态位的生物在环境耐性或其食物大小上 (Van Valen,

与上述相似的性别差异 (Lignon, 1968) 此外，生态位可以由于食物的大小而被分割，例如鸟类，通过嘴的大小 (见Lack, 1971)。某个特定种甚至雌雄间的形态差别也会影响到食物的获取。有一些种啄木鸟，例如亚利桑那啄木鸟 (*Dendrocopos arizonae*)，雌雄间在嘴的大小上存在着明显的性别差异。嘴的长度的差别与其捕食行为的差别相关连着。雄性在树干上觅食而雌性则在枝上觅食 (Lignon, 1968)。因此，到目前为止生态位的定义被限制在很少几个环境和机能测定上。

生态位的多方面测定的企图已经导致了许多关于生态位的新假说的提出。由于大多数生态位的测定都涉及到至少是二维变量的空间，从而导致最后成图中沿一个变量覆盖一定的区间 (见图7-9)。这一区间称为生态位宽度 (niche width)。一个种的生态位越宽就越会被认为是泛化的

1965, Soule 和 Stewart, 1970, Willson, 1969), 在行为上或在种适应形态测定上, 如嘴的大小, 可以表现出更大的变异性。这种情况的产生是由于处在生态位曲线两端的个体的适应性所致。想要确定生态宽度和生态位变异的企图已经导致了对生境变量和机能变量的测定, 以及所有被考虑到的生态位部分的测定。这种对生态位一词的不合逻辑的应用已经使之含义十分含混。生态位应该涉及到一个种的机能角色, 它在一个群落的自然结构中某一位置上的职能(见 Whittaker、Root 和 Livin, 1973)。

群落的性质

虽然群落的定义是相当肯定的——占据一特定地区的种的集合——但群落的性质还一直是研究的课题, 并争论了许多年。一个群落, 如一个栎树-山核桃林是否是一个可限定的、可描述的和不能从栎树-山核桃林变成另一个林分的经久不变的实体? 或者它是否是某种抽象观念? 是否是一个由于具有相同的环境需要而生存在一起的不同的种群的集合? 对于后一个问题, 一些生态学家说是, 而另一些则说否。

任何一个群落的组成, 都部分地被碰巧分布在区域内, 并能在主要的条件下生存、生长的那些种所确定的。许多植物的种子可以被风和动物带来, 但是仅仅那些适于在它们播下去的生境中生长的种才能生根和茁壮生长。机会的因素也是包含在内的, 一个适应的种可以打入一个地区, 并阻止其他同样适应的种进入。风向和风速、种子的大小、疾病以及昆虫和啮齿类的危害, 全都影响着植被的建立。因而定居在一个地区的确切的种和后继种的数目就很少会在任意两个地区和任意两个时间内重复。然而, 有一种具有或多或少相似的群聚的特定格局, 却从一个地方到另一个地方总是再现。只有很少的几种才是潜在的优势种, 因为很有限的种可以很好地适应它们所占据地区的全部气候和土壤条件。

群落常常被看成是独特的自然单位或群丛 (association), 尤其是在以实践为目的的研究与描述中, 但更通常的却是认为群落的边界是很难确定的。有些群落具有明显确定的边界, 例如池塘, 潮汐海滩, 杂木林中的云、冷杉林岛, 以及采伐迹地和火烧迹地。植被的格局在这里是不连续的。然而更经常的却是一个群落类型混入另一个之中。在植物分布的重迭地区, 那些构成一个特定群落的种并非彼此相互联合在一起的, 而是常常见到它们与其他的种类生长在一起(见图 7-12 和图 7-13)。有些生物仅在一定的环境条件下才能延续, 并趋向于被限定于一定的生境内, 而另一些种却能忍耐较宽范围的环境条件, 并能在较为宽广的区域内发现它们。由于高度、湿度、温度以及其他自然条件的变化, 种的丰富度和优势度发生转移。一个种在一个群聚中可以是优势种, 而在另一群聚中却可能成为伴生种。这种说明竞争中的一种连续变化的群落的连续叫做连续群 (continuum) (Curtis, 1959)。每一个群落都与其相邻群落相似, 但少有区别, 当两个群落间的距离增大时, 这种区别也明显增大。甚至当优势植物完全改变了, 群落也可以由于下层植被相似而并入一体。这种连续群的情形与光谱的情形十分相似。光谱两端的颜色, 红与蓝, 以及光谱中间的基本色是容易辨认的, 但两种颜色的交界处, 颜色就向两方逐渐变化。对于连续群来说, 当环境条件最终适合于一群完全不同的生物时, 这连续就必定终结了。一个在这种梯度上的群落可以被描写成连续群上的一个不连

续的区域或一个点，而这个点可以被一些已知标准而确定。

沿着环境梯度上的种的分布现象，并非只限于植物。这种情形也同样发现于昆虫 (Whittaker, 1952) 和鸟类 (Bood, 1957) (见图 7-13) 的例子中。

涉及到群落概念的有两种截然相反的哲理。一种是 Clements (1916) 在 1916 年发展起来并为 Daubenmire (1966, 1968a)、Langford 和 Buell (1969) 这些支持者所支持的生物观点。生物观点将群落看成是一种超有机体——从细胞到组织、器官、器官系统、有机体、种群，一直到群落这样产生起来的生物世界的最高阶段。总体不同于各个部分的总和，它比各部分总和更多。正象组织具有高于和超出构成它们的细胞所具有的某些特点与机能一样，群落也具有高于和超出其本身所包含的各个种群所具有的特点和机能。一个种在群落内的分布和其丰富度是由该种与同群落内其它种相互作用而决定的。构成植物区系群落的种被编入不连续的群 (group)。彼此相似的个体植物群丛组合 (groups of stands) 形成一个群丛 (association)。一个群丛中的个体植物群丛明显地不同于另一群丛中的个体植物群丛。群落在季相活动中，在与其他群落的竞争中，在营养机能和演替中是作为一个单位活动的。

个体观点是 Gleason (1926) 在 1926 年提出并为 Curtis (1959)、McIntosh (1958, 1967) 和 Whittaker (1962, 1965, 1967, 1970a) 所发展。这个观点在相互关系和分布的分析中强调，种是基本单位而不是群落。种依其自身的遗传特性而独立地对生理的和生物的环境作出反应。它们并不被束缚在那些一定要一起出现的彼此依赖者的群中，相反，当物种群沿或长或短的环境梯度作图时，其最终图形会呈现出正态或锤形曲线(见图 7-14)。许多物种的曲线互相重迭，呈参差状。因而植被及其伴生的动物就表现出从一种极端条件 (如干燥条件) 到另一种极端条件 (湿润条件) 的梯度或连续统。根据这种观点，群落被看成是那些需要相同环境条件的物种种群的集合。它是一个连续的变量，而不是整合的单位。

个体观点的支持者承认群落不连续性确实存在，但认为这是环境不连续性的反映，例如土壤类型的中断或湿度和含盐量的急剧变化。如果个体植物群丛像想象中的生物体群那样互不相同，那么群丛间的边界就应该是明显的。但它们却很少是如此。除了在那些曾经受到人为或环境灾祸 (如火的干扰) 的地区外，植被是很少呈现出不连续单位的镶嵌形状的。相反，各单位间的边界常常是或多或少相混淆的。如果一个群丛中的各个个体植物群丛都是相似的话，那么所有的这类群丛就应该具有相似的分布，并且那些构成这些群丛的植物就应该具有局部性或一致的和超出大陆界限 (over continental limits) 的分布。如果群丛是一个自然单位，那么那些组成该群丛的种，就会被专性的相互关系束缚在一起。但是大多数种并不是专性的。

生物学派争论说利用梯度分析研究个体植物群丛是受干扰的或是不平衡的个体植物群丛。如果不受干扰，所有的林分在几百年后都会发育到一个终点；这些向着一个终点的个体植物群丛将自然地表现为一个物种的连续统。此外，梯度分析的技术迫使资料进入一个连续统。这些梯度常常是基于一种变量 (如湿度) 而定的；但仅用一个变量来反映一个连续统是不可能的，因为这涉及到许多影响植物分布的相互作用的变量。连续统观点假设所有的种都是相等的，而事实上某些种是优势种。

将来可能表明每一个学派都有部分正确或部分错误。共同造就一个生物群落的种可

以单独地反映环境；然而每一个群落却是作为一个功能单位起作用的，尤其是将其引入能流和物质循环的角度考虑时更是如此，而这些如用人为的标准就不能将其明确地确定了。

群 落 的 命 名

虽然有关群落的主要流行的概念是连续统的概念，但是任何一个大地区的动植物却是如此的复杂，以致必须被分成许多亚单位。因而如果要研究、描述一个群落，或将其与其它生境中的相似群落比较时，就必须将任何一个特定地区或生境中的生物集合体视为一个单位。要对群落的研究井井有条，就需要有某种群落的分类系统，尽管一个地区的群落通常不能被放入独立的单位中。

有许多群落分类的方法，每一种都是任意的，并且适应于一种特殊需要和观点(A. C. Hanson, 1958)。最为广泛应用的分类系统都是以外貌、物种组成、优势度和生境为基础的。

外貌，或一般外形 (general appearance) 的方法，是一种十分有用命名和描述群落的方法，尤其是在测量大面积地区时，并且此方法是进一步将主要类型细分成组成该类型的组成群落的基础。由于动物的分布与植被的结构（而不是与种的组成）相互关系最为密切（参见 for birds, MacArthur 和 MacArthur, 1961），因而以外貌为基础的分类将与一个区域动物和植被二者有关。这样分类的群落通常是以优势生活型命名的，通常是植物，例如针叶或阔叶林、北美艾灌丛、短草大草原和冻原。个别是以动物命名的，例如潮汐带上的藤壶-贻贝 (*Balanus-Mytilus*) 群落。当然，人们可以将它们分成其它的，因为在这里分类可以基于随意的标准，虽然它是很专门的。

在那些生境可以很好地划开的地区，自然地理就被用于群落的分类和命名，例如沙丘、悬崖、潮汐泥滩、湖泊、池塘和溪流。

更细的分类通常是以物种组成为根据的。一个单独应用于植物的系统要比应用于一动物或二者的系统好得多。这样一个分类法首先需要对单个的群落进行细致的研究。它还涉及到许多概念，如频度（一个种在一个群落中分布的经常性）、优势度、恒存度 (constancy)、存在度 (presence) 和确限度 (fidelity)。

一个具有或多或少相似的种类结合的个体植物群从组可能被划分为同一个群落类型，并以优势生物或具有最大频度的种类命名。这类例子有栎-山核桃 (*Quercus-Carya*) 群丛，或称栎树-山核桃林，针茅-格兰马草 (*Stipa-Bouteloua*) 群丛，或称五花草原（混合普列利群落，mixed prairie），以及以动物优势度命名的藤壶-蓝贝群落，或称潮汐带上的藤壶-蓝贝群落。欧洲生态学家们还发展了以强调优势度、恒存度以及特征种的植物区系的分类。他们把群落归入纲、目、群落属 (alliances) 和群丛之中（更完整的讨论见 Poore, 1962; Whittaker, 1962）。

当植物个体群丛被处理成为一个连续群时，植物区系系统就被改变了。这种具有一种主要外貌的群落复合体根据其种类组成进一步分类，并与环境梯度随意地分为五级：湿 (wet)、潮湿 (wet mesic)、潮 (mesic)，较干 (dry mesic) 干旱 (dry) 相关 (Curtis, 1959)。这样，威斯康星州的阔叶林就被分为南方硬木

林、北方硬木林和北方森林。它们又根据湿度进一步细分。例如南方硬木林包括以生刺果的植物或美洲黑栎或白栎占优势的干旱南方硬木林；以赤松及椴属植物占优势的较干旱南方硬糖林；以木槭和山毛榉占优势的潮南方硬木林；银槭、榆、白蜡树占优势的潮湿南方硬木林，以及以柳树和三角叶杨占优势的湿南方硬木林。这样一种系统承认了生境对群落组成的影响。对动物分布的细致研究也可以表明生境对于动物组成也有同样的影响。在威斯康星的南方森林中呈现出一种鸟类种的组成的改变 (Bond, 1957)。在干旱林分中，最重要的种类是猩红比蓝雀 (*scarlet tanager*)、玫瑰白翅斑雀 (*rose-breasted grosbeak*)、主红雀 (*cardinal*)、冠蓝鸦 (*blue jay*)、黑顶山雀 (*black-capped chickadee*)、绒啄木鸟 (*downy woodpecker*) 以及红头啄木鸟 (*redheaded woodpecker*) 等。而在较干旱林分中，最重要的种就变成黄褐森鸫 (*wood thrush*)、极小蚊霸鹟 (*least flycatcher*)、灰蓝食蚊莺 (*blue-gray gnatcatcher*)、红尾鸲 (*redstart*)、黄喉绿鹛 (*yellow-throated vireo*)、棕色夜鸫 (*veery*) 和红喉北蜂鸟 (*ruby-throated hummingbird*)。

群落分类中的一个大问题就是没有找到一个既包括动物又包括植物的分类系统。通过植物组成划分的群落没有怎么反映群落中的动物，因为动物的分布是不可能被植物种的分布所制约的。因而动物群落和植物群落总是分别独自研究，这使得群落的整体性难于理解，并且限制了我们对其机能的理解。

动物的分布能与植物的生活型和植被型联系起来，这使得我们部分地脱出这种困境。这导致出一个范围更加宽广的分类法，它包括了多个植物群落但也包括伴生在其中的动物，这种分类叫作生物群落型 (*biome*)。生物群落型是一个由顶级动、植物种类的有鉴别性的生活型表示其特点的广泛的生态单位。它可以通过顶级阶段及其演替阶段种类组成的相似性和相异性再细分为较小的单位。因而这里被强调的是植物的生活型，而不是植物分类上的组成，这和分类上的组成在最后分析中在优势度上具有最重要的作用。

由此又导入另一个概念：确限度，或称为一个种对一种群落的“忠实性” (*faithfulness*)。具有低确限度的种在许多不同的群落中出现，而那些具有高确限度的种则仅出现在几个群落中。后者很少出现在远离其伴生植物和动物的地方。群落内恒有某种与总种数间的比率越高，群落就越均匀，并且就越能被清楚地描述。然而这通常只简单地反映了一组能够在很宽的生态条件范围内或与其他种一道成功地生存的种。一般来说，种能被分为专有种 (*exclusive*)，即那些完全或几乎完全被限定在一种群落中的种；特征种 (*characteristic*)（包括植物生态学家们选择的种和优先选用的种），即那些最经常地限定在某一群落的种；以及随遇种 (*ubiquitous*，或称 *indifferent*)，这些种对任何一个群落都没有特殊的“亲和”关系。具有高度恒存性和优势度的特征种就是那些真正体现了群落类型特征的种。

特征种的识别总是引出一些问题，因而就必须有一些规定，如一个要具有怎样的丰富度或优势度的种才能算是特征种。这在动物中是一个比在植物中还要大的问题，由于植物的优势度和相对丰富度对于确定特征种提供了较为坚实的基础。一种动物要成为特征种，就应该是明显的，并在一个群落内所有样地中出现至少百分之五十以上 (Thorson, in Hedgpeth, 1957)。在对安大略的繁殖鸟类 (*breeding birds*) 的研究中

(Martin, 1960), 如果一个种在某群落中具有在每100英亩(40公顷)面积有1—9对的种群水平, 这是在其它群落中该种丰富度的3倍, 那么这个种就会被认为是该群落的特征种。如果一个种在一种植被类型中具有每100英亩10—100对的种群密度, 并且是该种在另外的植被类型中丰富度的2倍, 那么该种也被认为是特征种。如果一个种具有每100英亩100对以上的密度, 那么与其它群落高出百分之五十就足以被认为是特種了。

摘要

尽管群落都可以被分类, 或任何一种方法都可以用于区别群落, 但是基本的概念却没有改变。生物群落是一个生活在同一环境中, 彼此互相维持而又相互独立, 不断地固定、利用、消耗能量的自然发生的动、植物的集合体。

群落主要由优势种组成, 尤其是在温带。优势种可以是数量最多的种, 具有最大生物量的种, 先占据最大空间的种, 或者是对能流做出最大贡献的种。但是优势种并不必然是那些在群落中最主要的种。

群落中的每一种生物都占据一个生态位, 即一个种在群落中某一空间和时间位置上的机能作用。每一个种都有其基础, 即该种通过自然选择和进化适应了的群落内所有变量的全部区间。由于竞争, 没有几个种能够占据其基础生态位; 相反, 它们只占据了一个较小的实际生态位。由于生态位涉及到许多变量, 因而大多数种的生态位不同程度地与同群落内相伴而生的种类的生态位发生重迭。泛化种(generalist species)一般比特化种(specialist species)的生态位要宽。

所有的群落都显示出某种形式的层次或成层性, 它反映了植物的生活型以及群落内动物的分布和性质的影响。具有最高度成层性的群落由于它们包含较多种的小生境和有效生态位, 因而能供养最丰富的动物种类。

涉及到群落的性质, 有两种相反的观点。根据生物学派的观点, 群落是具有确定边界的一体化的单位。而个体学派则争论说群落是那些需要相似的环境条件的物种种群的集合。任何一个群落的构成都部分地取决于那些碰巧在该地区分布并能够在此主要的条件下生长和生存的种。在一个地区内定居的确实的种以及生存在其中的种的数目很少在另外的时间和另外的地点重复, 但是却有一种或多或少相似的格局再现。不同的群落组很少能够被明显地划定边界, 因为它们是混在一起构成一个连续统。两个主要群相接并混合在一起的地区就是一个群落区交错。

[季 英 译 孙儒泳 校]

第八章 生态系统的发展

演替的实例

在农业地区，经常能见到被丢弃的农地，尤其是在曾经覆盖着森林的地区。由于无人看管，这些土地长满了禾草、一枚黄花以及其它草本植物。只有那些最不善于观察的人们才会忽视这种现象。即几年后，同是这一块杂草丛生的野地上侵入了“灌木”——野黑樱、藤树和山楂——随后又是黄果山楂、丸树和欧洲山楂。许多年后，这片被丢弃的农地生长了榆树、山荆子、栎树和松树。从此，在相当一段时间里，一个群落被另一个群落所取代，直到一个相对稳定的森林最后占据这片地区从而结束这一演替过程（见图8-1）。



图8-1 在耕地上演替上田地的变化：(a) 1940年该地的情况，那时它被牛鹿放牧；(b) 在(a)处同一片地的情况；(c) 在(b)处背景左面灌木背景；(d) 20年以后同一地区。灌木已消失，北美白松 (white pine) 和杨柳生长起来。

这些涉及到森林的恢复的变化，并非杂乱无章而是有规律的，并且当排除了人类或自然事件的干扰后，森林的恢复是可以预言的。这种发生在一个地区之内的，一个群落被另一个群落有规律地渐次取代直到一个相对稳定的称之为顶极的群落为止的过程叫做生态演替（ecological succession）。整个这一系列的群落，从草地到灌木到森林，到最后的稳定群落为止，称之为一个演替系列（sere），其中发生的每一个变化阶段就是一个演替系列阶段。每一个演替系列阶段，尽管是临时的，都是一个有其各自特点，可以保持很短或者许多年的群落。有些阶段还可以完全不出现或者被越过。例如，当旧农田迅速长出林木时，这种情况就出现了，但是尽管在这种情况下，幼树也形成一类灌木群落。

这种发生在旧农田地上的演替称之为次生的，因为它是起始于某种土壤和一些生物体已经存在的情况。次生演替开始于那些被人类、动物、或自然外力如火、暴风雨以及洪水干扰过的地区。它的发展可以为人类或家畜、野兽的活动所限制或影响。起始于那些缺乏生物或未被生物改造过的地区的演替称为原生演替（见图8-2）。



图8-2 犹他州瓦萨奇 (Wasatch) 山中的亚高山带原生演替。在这里，早期演替阶段包括有树木；而顶极则是混合草本群落。注意从仅在裂缝中存在散布满岩石的地方到基本上有土壤与岩石分离的土体的地方的深度的变化（据Elliison的材料，1954）

水 生 演 替

在一个限定的区域内，通常只是一个池塘，能够观察到从一个池塘发展成为一个中生的森林。演替的第一个阶段称为先锋期，以池塘底部缺乏植物为特点。这个阶段能够在新形成的人工池塘或湖泊中看到。最早侵入这个区域的生物是浮游生物，它们可以密集到充满水体。这种浮游生物包括微小的藻类和动物，它们死后沉到水底有助于形成湖底淤积层。

如果浮游生物生长的足够丰富，池塘中就会出现另外的生物——铜切鱥太阳鱼 (bluegills)、蓝绿鱥太阳鱼 (green sunfish) 和黑鱥以及生活在水底构筑砂砾 (cases of sand)、以微生物为食的毛翅目幼虫。

湖底发育着的松散的淤积物层形成了适于有根水生植物，如分枝绿藻——轮藻 (chara)、眼子菜和水草的基底（见图8-3）。这些植物将松散的湖底沉积物束缚住形成较紧实的基质，并且大大增加了湖底有机物质的沉积。那些在先锋阶段常见的生

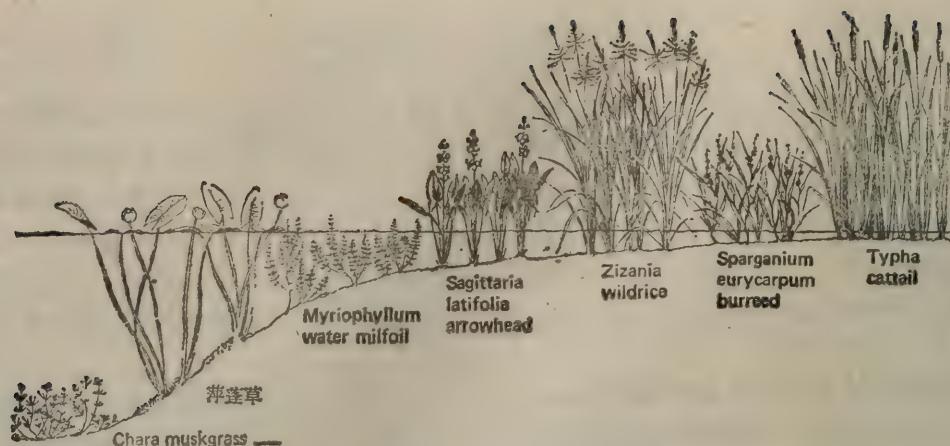


图8-3 绕池塘和沿河岸的植物分布带。

注意随水深的植被变化 (根据Dansereau的资料绘制, 1959)

物, 在沉水植被阶段的条件下就不能生存了。先锋阶段的毛翅目昆虫被能够在沉水植物上爬行并用植物材料筑巢的其它种类所取代。出现了蜻蜓、蜉蝣和小的甲壳纲动物。

从周围集水区流入池塘的沉积物, 加上动、植物残体的积累, 减少了水的深度, 并为有较多需求的植物提供了养分。这时, 那些根扎于湖底沉积物中而叶子飘浮于水面的浮水植物侵入池塘。由于这些植物的遮挡, 水深处光线减少, 从而将沉水植物排除。这就是浮水植物阶段, 即动物生活空间增加并且多样化的一个阶段。水螅、青蛙、潜水甲虫 (diving beetle) 以及能够利用飘浮叶片下表面的新的昆虫群出现了。

水面的季节性涨落交替地暴露和淹没池塘四周的浅滩, 浅滩日益增加。夏季, 泥泞的湖滨暴露出来, 刺激了象蓼车、藨草和薹草之类出水植物的萌发。由于失去了水的抬浮作用和保护, 那些柔弱的组织松软的浮水植物就不可能生存于这种不断变化的环境之中了。而那些出水植物却依靠不断伸展着的须根和根茎, 将自己牢牢地固定在湖底淤泥之中, 从而占据这片区域。

浮水植物阶段的动物也被那些生存于出水植物茎丛中的种类所取代。鳃呼吸的腹足类让位于肺呼吸的种类。各种蜻蜓和蜉蝣在其若虫阶段生活于被水淹没的茎杆上, 而快要形成成虫时就爬出水面。红翅黑鹂 (redwinged blackbird)、野鸭和麝鼠在这片区域就变得很常见。由于腐生生物的呼吸作用使有机物质的移出量不断增加, 破坏了有机物质的积累, 因而水中的氧供应减少, 仅仅那些需氧量低的动物才能够生存。杜文鱼取代了太阳鱼, 环节动物占据了湖底的淤泥层。

在出水植物出现以后, 由于密集的根系和每年生长的叶子, 将大量的有机物质沉降到湖底, 进入沉积层, 因此基底层迅速地建立起来。大片过去的开阔水面这时被薹属、香蒲属植物及其伴生植物所覆盖而形成沼泽。当湖底上升到地下水线 (ground water level) 以上时, 残存的开阔水面在夏季就干涸了。这时这个池塘就变成一个仅仅包括那些能忍耐夏季的干涸和冬季的冰冻的那些生物的临时池塘了。

地面进一步抬高, 排水状况改善。出水植物消失了, 土壤处于水位以上, 有机物质暴露在大气中, 分解作用更加迅速了。草甸不草以及相伴而生的陆生动物侵入, 在森林地带 (forested region) 形成沼泽草甸, 而在草原地带则形成普列利 (Prairie) 草地。

原。在森林区域 (forested area) 和在普列利与森林之间的特定地形条件下，则被赤杨、柳以及风箱树所占据。如果沼泽直接被木本植物所侵入，则沿地草甸阶段就不会发生了。以后灌木让位于乔木——欧洲山杨、榆、红花槭或银槭以及美国五叶松。它们的根系被高水位所限制而呈水平伸展，而不是垂直伸展于土壤之中。基底层迅速而非均匀地通过倒木的积累以及翻起的树根和土壤所构成。当林地变得更加干燥并且林冠郁闭时，那些不耐庇荫林木的实生苗就不能发育了；但是糖槭、山毛榉、铁杉、云杉以及雪松的实生苗却能够在低的光照强度下生长，成为下层林木的优势种，并逐渐取代不耐荫的树种。由于这些树木能够忍耐它们自己制造的环境条件，因而森林覆被开始稳定了。

演替及富营养化

刚才所描述过的水生演替是自然的富营养化过程 (natural eutrophication)。在经典的湖沼学中，自然的富营养化过程被认为是一种老化过程 (aging process)。进入湖泊、池塘、河口湾的流水夹裹泥砂形成底部淤积层，并且填满了它们的洼底。那些从周围集水区带入的养分刺激了浮游植物的生长。浮游植物的这种增加了的生产又提高了总的生物生产力，并逐渐导致了湖泊和池塘的较大的变化。光合浮游植物渐渐集中于水的上层使之成为暗绿色。水体的混浊减低了光的透射，并且限制表面水体的生物生产力。浮游动物以光合浮游植物和少许有机物质为食，反过来，它们又成为鱼类的食物。未被浮游动物*消耗的藻类以及流入的有机碎屑和有根植物的遗骸沉降到湖底，在那里，细菌将这些死去的物质转化为无机物质。这些分解者的活动消耗了大量的湖底沉积层和底部水体中的氧气供应，达到在这个地方不能生存需氧生物的地步。在这里生物的数量和生物量很高，尽管物种的多样性通常很低。

这与贫瘠化 (oligotrophy) 或称之为营养缺乏 (poor nourishment) 正相反。贫瘠湖的营养物质相对枯竭，尤其是氮和磷，那些由流入而得到正常补充的营养物质迅速地被光合浮游植物所消耗。这里藻类的密度很低，光很容易透射到很深的水中。水是清澈的，在阳光下呈蓝色到蓝绿色。氧含量 (见第十一章) 在所有的深度都几乎一致，底部动物区系得到较好的发育。尽管这里生物的数量可能很低，但是物种的多样性却很高。鱼类以鲑鱼科为优势。

当把中等数量的营养物质加入到贫瘠湖中时，这些养分就被迅速地利用和循环。当养分源源不断地加入时，这类湖泊就开始从贫瘠到中等营养并向富营养条件变化了。

陆 生 演 替

与水生演替相似的顺序也发生在干旱地区。裸露的地区，不论是自然的原生生境，如岩石和砂丘，还是受到干扰的地区，如被丢弃的农田或路堤，都是一种最终要被生活有物体充满的自然的生物真空地区。开始进入这类生境的动、植物组成了先锋群落。在原生生境中开始不存在土壤，然而仅仅由于土壤的发育，演替的群落才能日益复杂。在赤裸的，受过干扰的地区，即次生生境中，还会有某种土壤存在。然而，二者都是以全

* 此处原文有误，应为浮游动物。——译者注

部暴露在日光下、温度剧烈波动以及温度条件迅速变化为其特点。

沙丘是原生境的一个例子。砂子这种粉碎了的岩石的产物被风和河流所积聚。在这些积聚物很多的地方，如湖岸、海岸以及内陆沙荒，砂粒在长的迎风坡上堆积起来形成砂丘（见图8-4），这些砂丘在风吹动下移动，经常埋没其前进道路上的森林和建筑物，直到其被植物所固定住为止。由于白天很高的表面温度和夜间的低温，砂丘对于生物



图8-4 沿大西洋东北海岸的沙丘。（a）沿弗吉尼亚海岸沙丘上的禾草。（b）在布雷顿角（Cape Breton）海岸上前面的沙丘为滨草所占据，而较老的沙丘则生长着白云杉（white spruce）

的拓殖是严苛的环境。像生于海滨的禾本科草（marra grass）*(Amophila brevicauda)*，这类禾本科草是最成功的先锋种和固沙植物。当这些植物以及像海滨山黧豆这样的伴生种已经将砂丘稳定住或至少部分稳定住时，丛生的灌木便侵入这片地区。从这以后，植被就可以经过松林到达栎林，或直接到达栎林而没有中间的松林阶段。

次 生 演 替

次生演替在丢弃的农田和非耕作的杂草丛生的生境最常见，如路堤、废弃的堤岸、铁路护坡和路边、遭受到各种人为干扰和频繁侵蚀以及定居活动的地方。

最容易在这类地方拓殖的种类就是所谓的“杂草”，这个可包括各种各样“杂草”的名字，对每个人来说都有一些区别，它取决于各人的兴趣。尽管杂草实质上难以下定义，但它们通常具有两个特点。第一，它们侵入那些被人类活动所改变了的区域，事实上只有很少杂草种才被限制在这类人为改造了的生境中。第二，它们都是外来种，而不是本地种。一旦本地种侵入，这些杂草将最终消失。

不论是一年生植物，二年生植物，还是多年生植物，总之所有那些最先定居于干扰后地区的植物，都具有一种对付土壤干扰和叶子部分脱落的很大耐性。它们的种子能够长期保持发芽力，并可以留在土壤中许多年直至条件适合才发芽。有些杂草需要在全光的苗床上和暴露的矿质土壤上才能发芽。它们迅速而又成功的拓殖是借助于有效的散布方式而达到的。有些具有轻的因而可以被风带走的种子；另一些则通过地下茎而扩展。

在适宜的条件下,这些“坚强的”先锋植物迅速地生长;在较为不利的生境中,它们就留下种子,尽管这时它们很小,也仍然结实(Sorensen, 1954)。

尽管具有这些有利的品质,这些植物却不能将其优势保持很长时间——如果所有的干扰停止了,至多3—4年。作为这些种第一个有利条件的短的生命循环就不能适应于被那些不进入的具有长生命循环的,春季开始生长较早并且整个夏季都存在的植物所造就的条件。

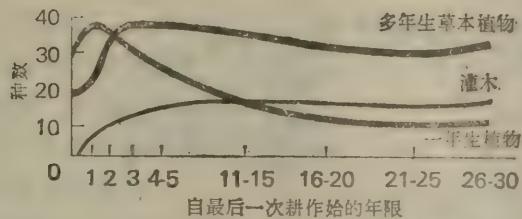


图8-5 在耕作过的野地上植被的演替。注意一年生植物的早期增长和迅速下降 (引自 Beckwith, 1954)

先锋群落的种类组成是变化很大的。根据种子来源,土地废弃以前的农业活动、湿度及土壤条件,可以有无数的先锋种类成分的组合。在那些出现在小片谷子田中的第一年群落和出现在农作物畦作 (row-crop) 田中的第一年群落之间存在着很大的区别。由于在轮作的田中,有大面积暴露的土壤,一年生和二年生植物如豚草的数量也就很大,所有这些植物在盛夏的暑天中都能良好生长。在不耕作时,草类能够在未播种的小片谷子田中长成大草。在这些地区中,一年生植物和二年生植物的数量在农田使用的最后一年最多,以后迅速下降(见图8-5) (Beckwith, 1954)。植物养分丰富的湿润的土壤能够生长象牛蒡、荆芥以及荨麻之类的植物,而较为贫瘠、干燥的土地上却只生长荠菜、菊苣和豚草。在铁路路基和停车场上,含有大量含硫化合物以及其他有毒物质的新鲜灰渣,构成了一种类似西部大平原含盐土壤的基质 (Curtis, 1959)。在这些地方被火车车皮带到东边的西部植物,可以逐渐定居生长,其中有蓝茎冰草 (*Agropyron smithii*) 和向日葵 (*Helianthus*)。此外,还有大量的各种各样的其它外来杂草。

因此,不论是原生演替还是次生演替都是以先锋种——即那些能够在营养物质和有机物质很少的基质上或在极湿或极干的环境中生长的及能够耐强光和表面温度变化极大的土地的植物——的开拓开始的。在这类生境中,一开始拓殖并生存下来的植物是很少的,但是当条件改善以后,较多的植物就占据了这片区域。这些植物通过有机物质的积累以及地表的遮蔽减少了地表蒸发,并改造了环境,使得那些需求较多的植物能侵入该地区。这些新侵入的种能够更好地利用可用资源,并且最终将占据整个地面,并通过其茂盛的生长和遮荫将先锋种类排挤出去。有些新侵入种可以并不因为环境条件的变化才站住脚,它们可以不顾及这些条件而进入该地区。许多高级演替系列阶段的植物种类如果有机会较早地拓殖入该地区,就可能很好地成为先锋植物。有些先锋种类,如扁蓄和向日葵,可以产生一些化学物质,这些化学物质抑止它们自身的生长(异株克生) (allelopathy) (Rice, 1972),从而为那些不受杂草毒素影响的禾草的侵入铺平了道路 (Parenti and Rice, 1967)。但是禾草却又可能阻碍固氮细菌 (nitrogen-fixing bacteria) 的发展,从而延缓了向下一个阶段的演替速度 (Rice, 1972)。但是终究这一阶段是为其它动、植物的侵入并占据该地区以及其它群落的发展作出了准备。就这样,一个群

落取代另一个群落直到一个稳定的群落占据这个生境。

在某些条件下，演替可以逆行。人、火、洪水以及土壤的沉积作用都可以改变条件，并使演替回复到较早的阶段上。在普列利草原上，啮齿动物和蚁类不断的打洞产生出新的、为一年生植物所侵入的裸地。当这些土丘和受干扰区域“成熟”时，一年生植物就被取代，首先是被那些有较严苛需求的植物，最后是顶极种类。这种微演替

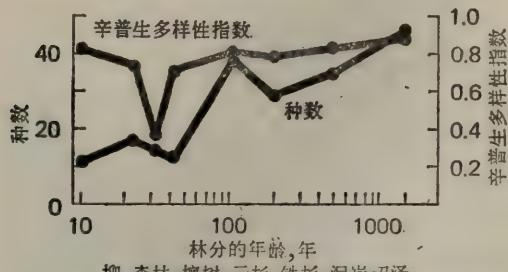


图8-6 在阿拉斯加冰川(Glacier)海湾的一个植被演替系列中种的数量和物种多样性的变化
(引自 Reiner, Worley and Laiurrence, 1971; (c) 美国生态学会)

(microsuccession) 是所谓“点状”更替 (“gap phase” replacement) 的一种极好的例子。当草原群落作为一个整体相对稳定时，它或许在许多很小的区域上正经历着干扰的剧烈波动。

在某种地形条件下，一个演替系列阶段可以被植被本身破坏掉，并且演替与原来方向呈一个角度转向逆行，在阿拉斯加云杉林中，在排水不良的生境中生长的泥炭藓变得如此潮湿以致使土壤通气性被削弱，树木死亡，倒木和根桩

被埋入泥炭层下。当森林死亡后，林中的泥炭藓也被空地上的泥炭藓所取代。铁杉和云杉的种子可以在草丛中发芽，但很快就因为缺乏养分以及根部通气不良而死去(Heilman, 1966)。其结果就是形成了著名的北方乔灌木水藓沼泽(Heinselman, 1963)。尽管事实上乔灌木水藓沼泽看上去是一种逆行(regression)演替，但是森林群落的被取代并不使物种的多样性降低(见图8-6)(Reiners等, 1971)。由乔木和高灌木所提供的多样性的丢失，被乔灌木水藓沼泽上的草本植物和矮灌木所提供的多样性的增加所补偿。

循 环 更 替

确定一个具体的植被阶段是否是演替阶段是困难的。演替，或称定向变化(directional change) 可以与另一种植被变化类型，循环更替(cyclic replacement) 相混淆。这就是植被发育起始于一个阶段，经过几个变化后又折回原来的阶段。每一个演替群落或阶段都通过上升演替系列(upgrade series) 和下降演替系列(downgrade series) 的有序变化而与其它各个阶段相关连着。这些阶段性的循环首先是在苏格兰欧石南灌丛地带被认识和描述的(Watt, 1947)，在那里，苏格兰欧石南表现为上升演替系列的峰点。当欧石南死后，山石蕊(*Cladonia silvatica*) 这种地衣就成为优势种，并覆盖欧石南的死茎上。最后地衣离解露出裸土，这是下降演替系列的终结。上升演替一开始裸土就被熊果(*Arctostaphylos uva-ursi*) 所拓殖。然后欧石南(*Calluna vulgaris*) 重返这片地区，并又成为优势种。这里还有其它较短暂的阶段循环，一个包括欧石南、地衣和熊果，另一个则包括欧石南、地衣、裸土，最后又折回到欧石南。

还有一种相似的循环，出现在密执安的旧农用地中，这种循环总是由蚁类或黄鼠所开始的(Evans和Cain, 1952)。处于下降演替系列最低阶段的裸地侵入苔藓，开始了上升演替系列(见图8-7)。苔藓又被加拿大六月禾(*Poa pratense*) 和酸模属各种所



图8-7 在一块旧农田群落上的循环更替：苔藓—酸模—石楠—裸地

取代。这些植物死茎杆的积累物上又覆盖了许多种地衣。这些有机残体和地衣一起将草类挤出该地区。以后，风、霜、雨又破坏了地衣，裸土暴露出来并又为苔藓所侵入。

顶 极

最终演替将缓慢下来，并或多或少达到一种与环境之间的平衡或稳定状态。至少从理论上说，这种最后的演替系列阶段是成熟的，自我维持的，并且通过各发育阶段自我繁殖，并且相对持久的。这时植被能够忍耐被其强加于自身上的环境条件。这种终止演替的群落是以总第一性生产与总呼吸之间，日光能的固定的能量和经分解作用而释放的能量之间，营养物质的吸收和通过枯枝落叶使营养物质归还之间建立平衡为其特征的。它具有很高的物种多样性、发育良好的空间的结构以及复杂的食物链；它的活生物量处于稳定的状态。这种演替系列上最终的稳定群落就是顶极群落(Climax community)，其中生长的植被就是顶极植被。

对于顶极有三种理论观点。一种是主要由Frederick Clements所发展了的单元顶极理论 (monoclimax theory)。这个理论承认不论一开始环境条件的变化有多大，只有一个顶极，即唯一由气候所决定的顶极。在一个特定的地区内，所有的演替系列群落，如果给予充分的时间，最终就都会汇聚到一个单顶极。整个景观就会披上同一动植物群落的覆盖。所有那些不是顶极的群落，都通过演替发展与顶极相关联，并被认为是亚顶极 (subclimax)、超顶极 (postclimax)、偏途顶极 (disclimax) 等等。

另一种观点是多元顶极理论 (polyclimax theory) (Jansley, 1939)。该理论认为一个地区的顶极植被不仅仅只是一种类型，而是一种由土壤湿度、土壤养分、地

形、坡位、火以及动物的活动所控制的各种植被顶极的镶嵌（见Daubenmire, 1968）。

第三种、恐怕也是有较多人接受的观点就是顶极型假说（climax pattern hypothesis）（Whittaker, 1953; MacIntosh, 1958; Sellack, 1960;）。该假说认为顶极群落的组成、物种结构以及平衡是由生态系统的总环境所决定的，而不是其中的一个方面，例如仅由气候所决定的。它涉及到每一个种群的特性，它们的生物之间的相互关系，植物区系和动物区系占据该地区的有效性、种子与动物的散布机会以及土壤和气候。当环境改变时，顶极植被的格局也将改变。因而顶极群落表现出一种与环境梯度的变化和格局相一致的种群的格局，它们相互接合形成生态差型（见第二章）。在此格局中，中心群落和分布最广的群落是优势的或气候的顶极。正是这种群落最清楚地反映了该地区的气候。这种中心的群落类型，例如一个栎-山核桃林或一个山毛榉-槭树林，在主要的生态差型中反映了群落与气候的关系，并且提供了一种植被的地带格局。

异养演替

在每一个主要群落内，有为数众多的依赖于这个主要群落获取能源的微群落（microcommunities）。死树、动物的尸体和粪便、植物的虫瘿以及树洞，都提供了许多种植物和动物赖以生存的基质，这些动植物先后接着产生，并且最终消失，在最后阶段成为主要群落自身的营养基础的一部分。在这些例子中，演替是以异养有机体的早期优势，演替开始有最大的有效能量，以及在演替过程中能量的稳步下降为其特点。

一个橡实从其自树上落下到它变为腐殖质这段时间里，就可以供养一个小小的生命连续过程（Winston, 1956）。演替通常在橡实还挂在树上时就开始了。橡实会被昆虫侵入，这些昆虫带进了内生的致病真菌使胚丧失发芽能力。最常见的侵入橡实的昆虫是橡实象鼻虫（*Curculio rectus*）。雌成虫在果皮上打洞，穿过它进入胚并产卵。卵孵化后，幼虫咬穿胚并将其吃掉一半。如果真菌——青霉菌（*Penicillium*）和镰刀菌（*Fusarium*）——这时侵入橡实，不论是与象鼻虫一起，还是它们自己，都利用这些物质。然后胚变成褐色，并变得坚韧，象鼻虫幼虫发育受阻，并停止了发育。这表现为先锋阶段。

当胚被先锋有机体部分或完全破坏后，其它动物和真菌就进入橡实。象鼻虫幼虫通过其咬开外皮而造的开口离开橡实。通过这个洞，其它的真菌和食腐动物进入。最重要的是庶颜蛾科的一个种蛾（*Valentinia glanclenella*），它主要是在秋季在象鼻虫造的出口内或其上产卵。卵孵化后，幼虫进入橡实，拉起坚韧的丝网封住开口，然后以剩下的胚和以前的占据者的粪便为食。与此同时，多种真菌也进入橡实并在其中生长，这些真菌也不过是要被另一些占据着，食甜螨（cheese mites）鼠卡螨属（*Tryerphagus*）和根螨属（*Rhyzoglyphus*）所利用。当剩下的胚组织变成粪便时，这个橡实就被消耗纤维素的真菌侵入了。这些真菌的子实体以及橡实的表面成了螨和弹尾目虫子的食物，并且如果潮湿，也会成为食甜螨的食物。这时肉食螨类，尤其是革塞螨属（*Gamasellus*）进入橡实。革塞螨身体极端扁平，能够随较小的螨和弹尾目虫子从橡实的裂缝进入。橡实外面，消耗纤维素和木素的真菌软化了外皮，并将橡实与小枝、叶粘在一起，留在林地上。

当橡实壳变得更脆弱时，除了象鼻虫开的洞外，又有许多洞出现了。最早的一个出现在橡实的基部，那里种脐脱落而造成一个洞。通过这个洞，大的动物象蜈蚣、千足虫、蚂蚁，还有弹尾目虫子进到橡实内，但它们对橡实的腐烂并不起什么作用。洞里的土增加了，并极大地软化外壳，最后，橡实被瓦解成一小堆土，并逐渐混合到腐殖质之中。

这类微群落说明了演替的一个主要概念：基质中的变化是由有机体自身造成的。当有机体利用了一个环境，它们自身的生命活动使得生境不适合它们自身的生存，相反，却创造了一种适合于另外一群生物的环境。那些使演替开始的种在橡实内取食十分专化，以后的则较不专化，到了最后就是一般的土壤动

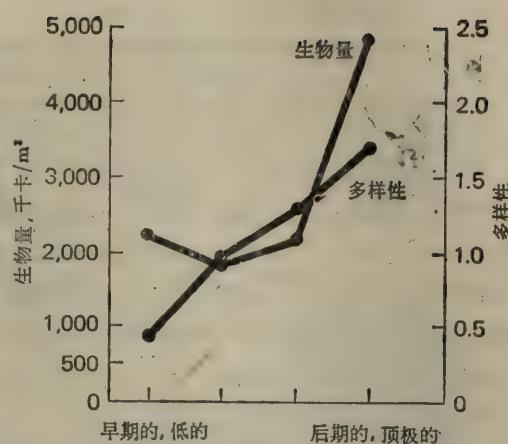


图8-8 根据生态学的理论，当生态系统成熟时物种的多样性也增加。此图表示了南威尔士·彭布罗克·米尔福港。马丁肖汉的未啃牧过的盐沼上从早期演替阶段到晚期演替阶段中多样性与生物量的变化
(引自Regier和Cowell, 1971, 源于E.B.Cowell 1969年的未发表的资料)

表8-1 生态演替的趋向

生态系统发展的阶段

属性	年幼的	成熟的
生物量	小	大
总生产量/群落呼吸	超过 1, 或小于 1	大体为 1
总生产量/生物量	高	低
每单位能流所支持的生物量	低	高
食物链	短, 哺乳型	长, 复杂, 碎屑型
层次	少	多
物种多样性	低	高 (?)
生态位专化性	广泛	狭窄
供养关系	一般	专化
个体大小	较小	较大 (?)
生活史	短, 简单	长, 复杂
种群控制机制	物理性的	生物性的
波动	较显著	较不显著
矿质循环	开放性的	或多或少的封闭性的
碎屑的作用	不重要	重要
稳定性	低	高
对于人类的潜在产量	高	低

来源：根据E.P.Odum (1969) 和Margalef (1968)。

物如蚯蚓和千足虫了。

演替的性质

对于演替群落，尤其是对微观世界(microcosm)的演替群落，或藻类的实验室栽培，以及自然水生生态系统的研究，已经使得一些生态学家(H. T. Odum 和 R. C. Pinkerton, 1955; Cooke, 1967; Margalef, 1968; E. P. Odum, 1969, 1971; Whittaker, 1970)去发展一种演替的模型(见图8-8)。根据此模型，演替的早期阶段是以相对较少的物种、低的生物量以及依赖非生物营养资源为其特征的。总第一性生产量与生物量之比值很高，群落净生产量大于呼吸量(见表8-1)，从而导致生物量的增加。能量通过相对较少的渠道输入到具有许多个体的少数几个种之中，单位面积产量很高。食物链很短，呈直线状，并且主要是牧食食物链。而演替的成熟阶段则以物种的较高的多样性、高生物量以及养分来源大量取自自然界的有机物，高的净生产量，总生产量与生物量间的低比率，以及总的群落生产量与呼吸量大体相等为其特点。在演替的较高级阶段，能量通过多种多样的途径分散到许多单位之中。食物链复杂，并且主要是碎屑食物链(largely detrital)。无机养分在土壤和植被中积累；并且在成熟的系统中，大量的营养物质贮于植物组织之中。土壤也反映了生态系统的进展发育，这种进展发育表现在随着最后演替阶段群落的到来而出现的土壤逐渐成熟，土壤深度、有机质含量以及土层分化的增加上。最后的成熟系统是比较稳定的，并且其长命物种的种群可以抵御外部的干扰或紊乱。

随着演替的进行，一个群落被另一个群落所取代，这部分是由于生物群落引起的自然环境的改变所致。这种变化是逐步的。早期阶段的短命种被后来阶段的较长命的种类所取代。因而生物的种群，不论是植物还是动物，都随时间而兴盛和衰退，并且随着演替系列接近成熟，一个种群被另一个种群所取代的进程就会慢下来(见图8-9)。由于一些生物体具有较宽的耐性范围并占据一般的基本生态位，它们就会持续较长的时间，形成一种从一个阶段到另一个阶段的连续群。在一个演替系列阶段与另一个演替系列阶段之间并不存在明确的分界，虽然这些演替阶段都能够通过其分类单位和结构型而被认出。

群落的取代导致自然分层的增加(见图8-10)。由于层次增加，生态位的数目也就增加，并且基本生态位从较宽变得较窄，从一般的转为更专化。伴随着这些变化，物种的多样性也增加。一般来说，在森林地区，多样性随着演替的进行而增高，在早期森林阶段达到最大值。而后，不能忍耐和能够忍耐庇荫以及其他环境压力的种共同分享该生境。当群落到达其后期阶段，多样性便降低了。由于群落的层次更为发育，多样性的变化就发生在各层之中。在早期森林演替群落之中，如美国长针松和湿地松(slash pine)，实生苗层和幼树层的物种多样性大于林冠层，而到了成熟阶段，如南方的混交硬木林中，物种多样性在三层中就分布得比较均匀了。

这种演替理论作为一般概括是有用的，但并不总是被实地证据所支持。多样性并不一定随着演替阶段的进展而增加。例如，在一些旧农田中，相当早期的阶段上可以具有比后来的阶段还要高的多样性(Tramer, 1973)。有些后来的阶段可以被那些能释

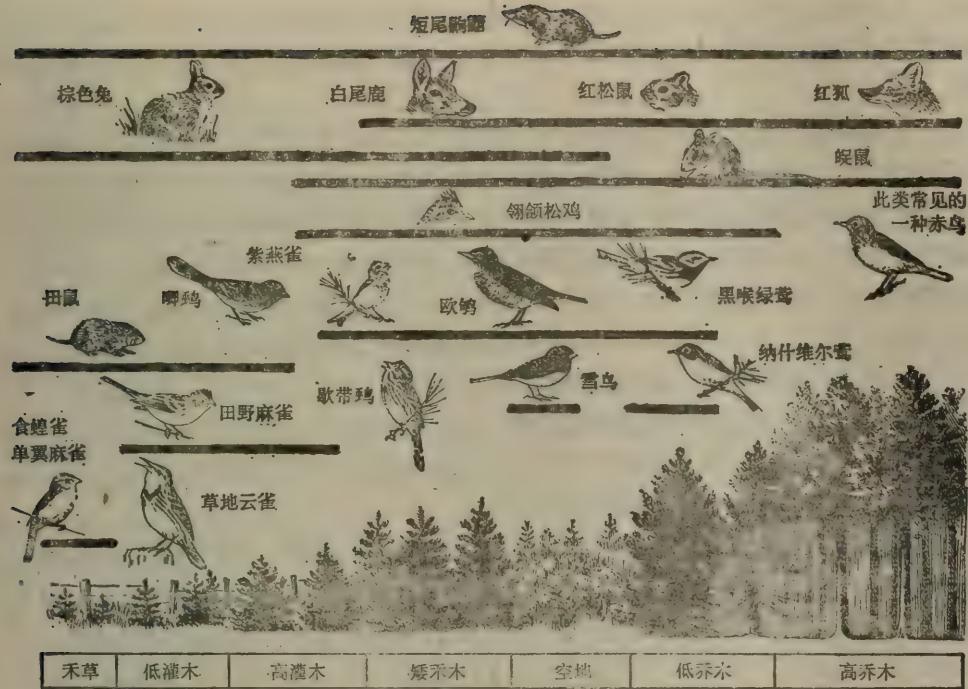


图8-9 在纽约州中部人工针叶林中的野生动物演替。注意当植被密度和高度变化时一些种是怎样消失而另一些种又怎样出现的。还有一些种在所有阶段都不动。



图8-10 本图表示一个森林从一年生杂草阶段到成熟森林阶段的发展。注意当每一个演替阶段前进时，层次增加了，群落的结构也更复杂了。

放强烈的植物间抑制物质 (alleopathic chemical)，或具有其它有效的干扰手段的植物所支配，以致降低物种的多样性 (Bazzaz, 1975)。物种多样性在很大程度上依赖于生境的最初阶段，视它是否是被遗弃的农田，或被丢弃的草地。

多样性的增加主要通过个体在越来越多的种中分配而实现，而每一个演替阶段的个体总数却大体上保持相同。多样性的增加还通过降低对资源利用的同时性而发展。有些

植物就是在营养体发育过程中发生，其开花和结实均早于那些共同生长的种类。因而人们可以看到早花植物的春季绽开，如某些禾草，以及晚花植物的秋季开放，如一极黄花和紫菀。

净生产力也并非一定在演替中增加。最近的研究提出，当相对优势度下降和多样性增加时，平均净生产量下降——这是净生产力在许多物种中分配的结果，在整个生长季中，每一个种都在不同的时期到达其最大生产力。然而，总群落净生产力却保持相对不变和不依赖于年龄、相对优势度以及多样性而变化(Mellenger与McNaughton, 1975)。

植被类型也不一定是连续地一个接一个地进行。几个阶段可以跳过去、缩短或延长。河边低地(River bottom farmland)可以很快地长出美国鹅掌楸和其它林木，完全越过了较早的几个演替阶段。通常，演替系列阶段可以由于土壤条件、暂时的气候条件以及某些种类植物间抑制物质的影响而拉长。例如美洲檫木通过在一年中的不同时间释放植物毒素于土壤之中以阻止其它植物的生长和种子发芽，从而使自己在一个相对较纯的林分中通过演替(Gant和Clebsch, 1975)。

种子和根的存在与否能够极大地影响演替的过程。Egler 1954年介绍与它们存在有关的两种相反的演替理论。一个理论是“替换植物区系”学说，该理论陈述了一组种或一个植物群落将生境转移给另一个群落或另一组种直至达到一个相对稳定的阶段。一年生植物侵入一个地区，在实际上就为多年生草本植物的侵入作了准备，最后则为灌木和乔木的侵入作准备。这基本上是一种经典的演替理论。另一种假说是“最初植物区系组成”学说，该学说主张当次生演替开始时，那些出现在成熟群落中的许多种就来到了被丢弃的土地上。但是由于一年生植物适应于最初期的环境压力条件，并且生长较快，因而最先出现。这些一年生植物又及时地被那些表现出优势的多年生草本植物取代，随后又是灌木和乔木，但它们需要较长的发育时间。如果没有乔木种或灌木种存在，木本植被侵入该生境就需要很长时间。这不仅可以由于种源距离遥远，还可以由于一年生植物和多年生草本植物的竞争而阻止了乔、灌木树种种子的发芽与成活，以及实生苗的成活。如果确是如此，那么就可以提出是否早期演替阶段在改造环境和影响演替方面是重要的这么一个问题。

从这里又引出一个问题演替是群落的一个性质还是那些构成群落的各个物种的特性。演替有一个特征是确定了的，即在演替的早期阶段，不论是原生演替还是次生演替，都是以那些具有短的生命循环的和年年以种子或从近地芽中萌出新的光合生长(地面芽植物)的矮生(low-growing)植物为其特征。早期阶段以后，就是那些在地面以上生芽(高位芽植物)，地上生物量比例持续增长以及具有较长的、较复杂的生命循环的较大植物。在次生生境中，这种植被的连续性要比在原生生境中进行得迅速一些，但是其进化并非必然是有向的，因为演替后期阶段的方向是被许多环境变量所影响的，例如湿度、养分、土壤、放牧以及人类干扰。是否这种植被的连续性是由群落所控制，还是被那些各个种都对之有适应性反应的环境梯度(如气候、日照程度、雨、火和化学物质)所控制，这还是悬而未决的问题，还要进行进一步的研究与调查。

较早的演替阶段中的生物，除了具有较短、较简单的生命循环以外，个体都较小并且通常繁殖出大量的能够广泛散布的小种子。这些种子能够在土壤中存留很长时间直到条件适合于发芽。这些植物是适应于很宽范围环境条件的机会主义者，尤其适应于开阔

生境下的严苛条件。早期阶段的植物生长迅速，很快达到优势，并且其大部分生产力都进入光合组织。早期阶段的植物，以阻止任何一个后来阶段中可以以实生苗或籽苗生存于此生境中的植物的生长，来保持自己的优势。

由于先锋植物必须每年更新其光合组织，因而它们最终将失去其暂时的优势，并且其生长又被那些后来阶段的繁茂生长的较高大的植物所抑制。由于环境压力条件已经改变，这些后来的植物就逐渐表现出优势，并且能够较好地开发生境，例如，从温度和湿度波动很大的裸地到具有较为稳定的、中生的、庇荫条件的生境。在后来阶段那些年复一年积贮生物量的较高大的植物具有一种竞争优势，虽然这种优势也可以通过某种降低早期阶段植被的生命力的来自外部的干扰得到。

后期阶段的植物提供较大的生物量，并产出相对较少、较重的种子，这些种子多由动物或自身重力而传播。这些种子大，为新实生苗的发生提供充足的养分，但是它们的生命力和寿命都相当低。这些植物是持久的，但它们又是仅仅适应较狭窄范围环境条件的狭窄专化种，在其适应的环境条件下它们才能贮藏资源或有效地利用资源。后期阶段的植物生长较慢并有相对较长的生命，因而能够在相当长的时间内保持在生境中的优势。它们的大部分生产力都成为贮藏物质以及用于维持自身；由于发育良好的根系需要开发有限的养分和水分供应，因而它们的根茎比值很高。由于生活资源在许多种间的良好分配，因而每一个种的优势度都降低了。

因此，演替可以被认为是适应生长于变化着的环境条件梯度上的物种在侵入能力、生长及生存上差别的表示。当环境条件和压力改变了，植物种也随之逐渐地改变。一个种、几个种或一组种被另外的一个种、几个种或一组种取代部分是由于种间竞争，竞争使得一组植物阻碍其它生长缓慢的种类的生长。当早期阶段较矮生（Lower growing）的被后期阶段的植物取代时，由植物的生长型和寿命所支配的群落的结构也随之改变了。

最终的稳定群落取决于生境条件和某些植物种类的优势度，它可以是低于预计的稳定群落的某一阶段的群落。试考虑一下在一种生境类型上的植物演替，该生境是西弗吉尼亚坎南（Canaan）谷地中排水中等到有几分排水不良的遗弃的牧地。坎南谷地是一个海拔3200英尺的高盆地，位于北方气候控制下并处于高山包围中。该地曾生长着茂密的红云杉（*Picea rubens*）林；但是采樵、火烧、农业定居以及部分谷地的肆意开垦已经改变了此山谷的植被特点。在向自然植被的回复过程中，由于土壤的变异很大，从湿有机质的到中度排水良好的，从中性到强酸性的，从而使演替十分复杂。虽然在理论上说演替的最后阶段应该是红杉林，但在不同的生境上的演替方向是不同的，并在某些地区稳定植被是灌木而不是乔木。图8-11说明了在中度排水良好到有几分排水不良土壤上的植物演替。演替的开始点不是苔藓、一种本地禾草，即扁茎扁芒草（*Danthonia compressa*），就是引进的草类。在一定的条件下，演替可以以白花绣线菊（*Spiraea alba*）灌木群落或金丝桃（*Hypericum spp.*）灌木群落结束，这些林分是如此之密，以致下层植被的生长受到阻碍。在其他的例子中，演替导致形成山核桃、山毛榉和槭树林的，只具有一些迹象说明演替是向着云杉林进行。

人们可以提出另一个通常很易被接受的演替的概念：稳定性及其与多样性的关系。多样性被认为是生态系统成熟性和稳定性的量度。根据该理论而言，多样性随着成熟性

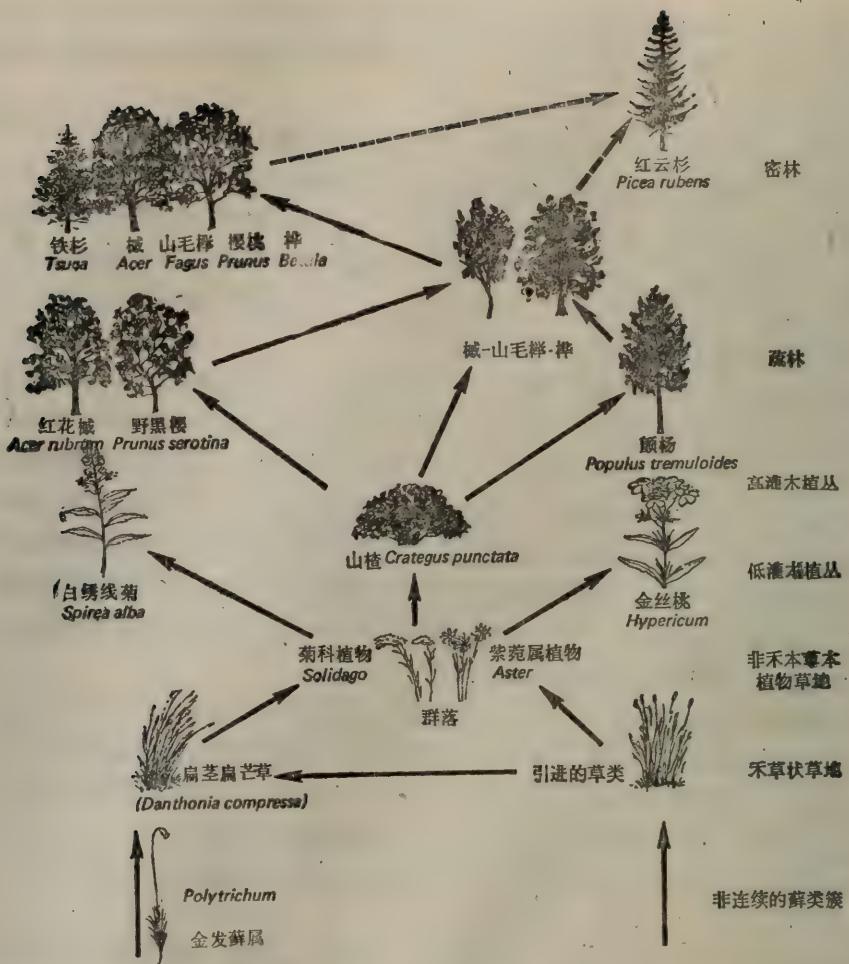


图8-11 西弗吉尼亚的坎南 (Canaan) 谷地是一个高海拔、“悬置”着的谷地，它为更高的群山所环绕，本图即为该谷地中的植物演替发展过程图。这一地区曾一度为云杉林所覆盖，还有一些林中空地，但后来森林被皆伐、焚毁，使这块地方转变成农场和牧场。农场中的很多土地由于耕作耗尽地力而荒弃，从而又恢复到自然植被原状。这一地区的演替趋势随土壤性质和地下水位的不同而变化。本图反映了具有中等排水功能的酸性土壤上的植物演替发展。注意，其中有两类“顶极群落”，即云杉林和两类灌木群落。密集的金丝桃和绣线菊属植物看来是相对稳定的（据Forstey, 1975）

而上升。因而具有很底多样性的群落，例如谷类农田和苔原将是年青的、不成熟的和不稳定的生态系统；而那些具有高多样性的群落，如热带森林则是成熟的和稳定的。实际上就是种类组成越多样，生态系统就越稳定。因而，以净生产力表示的那些最有效的生态系统，就是那些生物量积累于少数几个拥有大量个体的种之中的群落，它对于干扰是十分敏感的；任何加施于能流和物质循环的主要通道上的干扰，都能够干扰整个生态系统。在一个种类丰富的生态系统中，生物量积累于大量拥有少数个体的种之中。一个局部的紊乱并不对整个生态系统发生严重的干扰影响。由此而引出成熟的生态系统将具有高度的稳定性。

但是是否成熟的生态系统真的就比较稳定或是它们就是脆弱的生态系统呢？这个回答极大地取决于人们如何去定义稳定性，即这个词的意思是指“某个种类的组合能长久存在”呢，还是指“群落抵抗干扰并在短时间内恢复到其原有状态的能力”（Horn, 1974）。如果稳定性意为有机体是长命的，它们的种群在时间上是相对持久的和不受强烈震动或迅速被取代，而且群落改变其组成十分缓慢并且能抵抗其它种的侵入，那么，成熟系统就比较稳定。但是如果稳定性意为对干扰的抗性，即迅速恢复原来状态的能力，那么演替的早期阶段就比成熟阶段较为稳定。翻耕掉一块田地上的一年生杂草，第二年春天这块地又被相同的杂草所占据。践踏或清除掉一片草地，一两年后这些草又占领了这片地。但是砍伐掉一片森林以后，100年也不一定能使原来森林的外貌恢复。因而顶极森林和热带生态系统就是不稳定的或是脆弱的系统。在恒定并且温和的环境下发育着发育良好的、具有高度种的多样性的成熟的生态系统。最为恒定的环境是热带地区，并且热带森林具有最高的物种多样性。但是热带森林也是对干扰最为脆弱的生态系统之一〔实际上最近的一本论述热带生态系统的书称之为脆弱的生态系统（Farnsworth和Golley, 1975）〕。因而，当演替进行时，由种群的恒定性和多样性所定义的稳定性是增加的。但是如果稳定性被定义为群落在受到干扰后的恢复能力时，那么在演替中是下降的。这时，顶极群落基本上是脆弱的，并且如果要维持它们就需要保护它们不被人类所干扰。

稳定性的问题在野外仅在有限的程度上被检验。根据稳定性表达群落抵抗环境紊乱的能力的理论，Mallinger和McNaughton 1975年在一个以梯牧草 (*Phleum Pratense*) 和一枝黄花 (*Solidago altissima*) 占优势的处于幼年演替阶段的被弃农田(丢弃6年) 上施肥，同时在另一块生长着包括一枝黄花、紫菀以及梯牧草在内的很多种类的17年旧农田上施肥。养分富化 (nutrient enrichment) 对于幼年被弃农田有最大的冲击。梯牧草不如一枝黄花敏感，后者增加其净生产力百分之三百六十六。在17年旧农田地中，同样的一枝黄花的净生产力是百分之一百三十三。一般说来，旧农田的敏感性要低得多，因而对于施养分就比幼年被弃农田要稳定。在幼年被弃农田中的反应集中于一枝黄花上，优势种从禾草转移到一枝黄花，并且实际上这个反应倾向于使这个6年的被弃农田向较高级的演替阶段发展。这个结果表明在较早的演替阶段上的增加养分有效地改变了生境使得一些表示后来阶段特征的植物种呈现优势。然而，在养分干扰对较高的营养水平，即食草和食肉昆虫的影响的研究表明，较高营养水平几乎不受什么影响，并且稳定性不可能与旧农田生态系统中消费者水平上的较高多样性或正在增长的年龄有关 (Hurd和Wolf, 1974)。在较高的消费者水平上的多样性并不必意味着群落的营养结构更复杂，因而更稳定，因为高度多样性的群落可能包括大量十分简单的食物链。

最后一个论点留在这里讨论。演替的概念在生物控制的生态系统中是最为适用的。然而许多主要的生态系统是由自然条件所控制的，例如荒漠中的高温和低降雨量，或是溪流及河口湾处的强水流。它们限制了生活在那里的生物的数量和种类。例如，Tilly于1968年发现一个主要靠碎屑所供养的冷泉群落根据定义是年幼的或不成熟的，然而从它不易受到迅速变化的意义上说却是一个稳定的生态系统，它被维持在有限的空间、沉重的水流以及恒定的低温条件之下。在这种自然因素控制的环境下，演替可以根本不存在。

对演替的影响

火

火，不论是在顶极植被中还是在演替系列阶段上，都导致逆行演替，影响群落的种类组成，并左右群落特征 (Curtis, 1959; Lutz, 1956; 详节和具体例子请见 Tall Timbers Tree Symposia)。在草原上火能阻碍灌木的生长，并刺激草的生长；在森林地区它能促进灌木的生长，并在浓密常绿阔叶灌丛地带 (Chaparral) 刺激灌丛生长。火能减少某些种类的个体数目，而增加另外一些种的个体数目或完全排除一些种。火能通过破坏成熟阶段的群落，并在同一生境上开始其再发育而形成演替的稳定性。以这种方式，火能使某些植被类型反复循环，例如浓密常绿阔叶灌丛和斑克松。从这类依赖火的生态系统中排除火的因素将改变那些最终占据整个生境的植被类型。可能发育成为何种植被类型对于科学来说还是不可知的，并且在某种意义上说将是非自然的 (Heinselman, 1971)。

火在控制演替和经济地保持较有价值的演替系列阶段上是一种有用的工具。按规定的燃烧——控制下用火——是用来作为排除美国长叶松林内下木层中的硬木树种的一种经营工具，从而使那些忍耐力低的树种长久保持，火还是防止生长在草原上的树木蔓延，为野生动物开辟旷野和嫩草场，以及保持某些灌木群落，如乌饭树，和自然发生的沼泽植被的一种经营工具。

采伐

森林的伐除 (removal)，尤其是皆伐，使林地回复到演替的早期阶段。除非伐后紧跟着火烧或严重的侵蚀及反复采伐等干扰，主伐地区将迅速地充满草本植物和灌木——乌饭树属、漆树属植物以及密集的嫩枝和实生苗。这片地区迅速地通过灌木阶段而形成同龄杆材林 [胸径 4—8 寸的乔木]。

人们能够以多种方式改造森林以满足其需要。在新的森林形成初期，能够移除那些不想要的树种和形质差的树型，否则它们会阻碍有价值的树种的生长。这样就改善了（至少从经济角度上讲）林分的组成和林木的质量。以后，通过流伐促进主伐林木的最大生长。树木间增大了的空间刺激树冠的扩展，并增加生长。

许多最有价值的需要的用材树存在于较低的演替系列阶段中而不是在顶极。保持和再生产这种演替阶段是一个经常的问题。松树、香脂冷杉、某些云杉、白杨和美洲鹅掌楸的林分是通过皆伐成熟林木使林地处于全光之下而保持的。只有在这种条件下，不耐荫的实生苗才能成活。经营上的另一方法是择伐。在这种另一个极端的经营方法中，单株林木或一组林木基于其在林分中的位置以及未来的生长潜力而决定是否被砍伐。由于演替的变化并非随之出现，从而森林保持了结构上的一致。不耐荫的林木以及伴随着它们的那些野生动物同时排除出去，而耐荫树种的比例则增加了，如糖槭。

对于森林的错误经营，如过大面积的皆伐、始于集材道错误设计的侵蚀和采伐剩余

物的不当处理，都能限制演替速度，并推迟原植被的恢复。高度分级，或采好留次，不仅能使某些树种从未来森林中排除出去，而且还倾向于剩下遗传上劣等的林木结实繁殖。

放 牧 和 啃 牧

家畜或野兽的放牧和啃嚼可以阻止演替的进行，甚至使之倒退。草原上畜群的过度放牧导致土地的裸露和侵蚀。在美国西南部的牧地上，过度放牧减少了有机层，从而减少了火灾的发生。因为如此，也减少了来自禾草的竞争和通过牲畜粪便而进行的种子传播，牧豆属植物和其它不希望其生长的灌木就迅速地侵入这片地区（Phillips, 1962; Humphrey, 1963; Box, 1967）。

在北美东部的许多地方，由于没有去猎取雌鹿和公鹿以及由于缺乏天然的捕食动物而导致的白尾鹿（white-tailed deer）的密度过大，已经破坏了森林的再生，并使森林产生一个吃草线（browse line），即鹿能够多吃着食物的树木高限。落基山国家公园中的黑尾鹿和驼鹿（elk）使得树木和灌木不能侵入林中空地。进一步的研究表明，仅仅在那些用篱笆围上防止鹿进入的地区，杨树、柳树及其它木本植物才能生长（见图6-14）（Gysel, 1960）。

栽 培

栽培的植物群落是简单的和高度人为的，并且是由那些能很好地适应于在干扰过生境上生长的引进的种类所组成的群落。在没有人类的干预和帮助下，这类植被就不能生存或使自身长久保持下去。耕种还经常导致侵蚀的加速（这种侵蚀与地理学上的或自然的侵蚀大不相同）。由于剥去了耕地上保护的植被和枯枝落叶层，土壤就被风和水所搬移，其速度比土壤的形成要快得多。当充满腐殖质的、团粒结构的、具有高度吸收力的表层土被移走后，缺乏腐殖质的、较不稳定的、吸收力较弱的以及容易被侵蚀的下层土壤就暴露出来。如果下层土壤是粘粒，则其吸水性能很差，以致大雨下后就发生大量的冲刷和迅速的径流。

风和水的侵蚀使土地的养分枯竭，它将土壤有机层移去，暴露出下层土壤，耗尽养分，改变土壤结构，使泥土到别处沉积，增加径流，并导致土地的毁坏和放弃。由于错误经营而抛弃的土地经常是如此地退化以致于自然植被很难再拓入这片地区。除非采取严厉的步骤来制止侵蚀和恢复植被，否则将侵蚀加重，冲沟加深，以致条件变得更加恶化。

露 天 采 矿

在过去10年中，露天采煤已经增加到几乎供应国家百分之五十的煤炭需求的程度。曾经限于阿巴拉契亚山区和东宾夕法尼亚无烟煤地区的露天开采，现在已经扩展到了俄亥俄州和伊利诺斯州的玉米田中，扩展到亚利桑那州的荒漠地区，以及怀俄明州、蒙大拿州

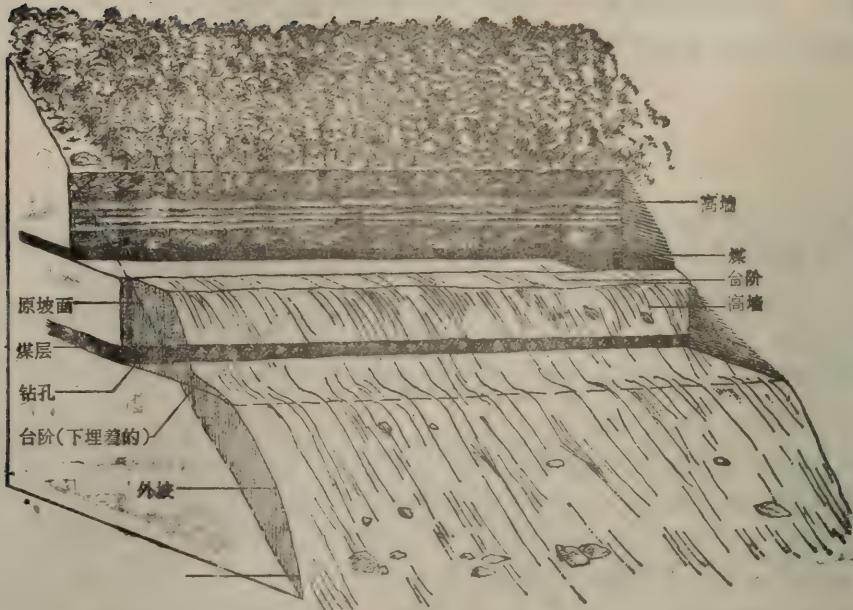


图8-12 该图示山坡上平面露天开采复合层的特征。虚线示原坡面，裸露在上方地层的是壁面、一些未开采的煤层和阶地。阶地一部分是由采煤后所遗留的坚硬岩床所组成，一部分是由覆盖层所组成，覆盖层从顶层被推到底层的阶地上，覆盖住阶地、壁和裸露的煤层。请注意在更低一层中的垂直孔穴，在覆盖层太厚以致无法把它们移走的地方采用钻孔机采煤，从而造成这些孔穴。从第一个挖方起覆盖就被推下山坡。覆盖层的不稳定性是由于被推下山坡的挖出的土石缺乏支撑基础，外坡的较低部分无法支撑住上面压下的重量，因而造成整个地层滑坡，结果产生山崩。

和北达科它州的平原地区。在这些州以及其它矿藏埋藏很厚——50英尺或再深一点——的地区，露天开采类似于明沟开采（open-pit mining）。在中西部和东部部分地区，那里地势比较平坦，采用区域开采（area mining）。凿穿表面的岩石（表土）挖一道深沟或箱型挖方使煤层暴露。当这些煤被运走以后，另一个相似的挖方又被起出，并且将这些出挖土石填到先前开挖的沟中。而最后一个挖方则留下一个深沟，用此方法使煤床复原。在有些州，回填法律要求将最后一个挖方也填上。在阿巴拉契亚山区，在山坡上实行水平剥开开采（contour strip mining）（见图8-12）。工人用推土机从露头煤层开始绕山推出一条通向煤层的运输道路，并接着运出煤层上的覆盖物，挖出一条长且宽的深沟。沟内侧通常是深达100英尺的岩壁，外侧则是挖掘出的覆盖物。

露天开采迅速地改变了这片地区的面貌。未经干扰的和未被风化的岩石层被破碎了，并坡翻到表面，在那里遭受到迅速风化。那些曾经缓慢淋溶和反复循环的营养物质，此时遇到了较迅速的化学作用。微量必需元素在淋溶量大时成了植物的有毒物质。被水从剥去植被的山坡上冲下的高浓度的化学元素降低了下游河水的水质。在阿巴拉契亚山，从开来过的生境上流下的溶解的纯元素（solids）是未开采生境的12倍，而亚硫酸盐能达50倍之多（Collier, 1962）。这些物质的严重影响至少要持续10年。

挖出的泥土和岩石是高度不稳定的。那些重新构成地表覆盖层的土壤和岩石的混合物通常十分疏松以致挖出物的外坡比原来要陡峭。水渗入这些挖出物和透过它们浸湿了

泥土和岩石。泥土的滑腻、挖出物的重量以及它们的重力共同作用导致严重的滑坡，堵塞山区道路并截断河流。从陡坡冲下来的水携带着成吨的泥土到很远的下游。挖出层的沉积量可以是未干扰过的有林山坡沉积量的1000倍，侵蚀速率高达5—10倍 (Collier, 1962)。

许多挖出物上的植被再生几乎是不可能的，这是由于回填的地表覆盖层的酸性、碱性及有毒的物质，极不稳定的山坡和恶劣的环境所造成的。甚至尽管有毒物质被盖在地下，但流过它们的水还是会带下大量的有毒元素。在山区和西部的许多地区恢复植被需要大量施肥，尤其是在植被形成之前。在东部形成的植物覆盖 (plant cover) 多由短命的禾草构成，如弯叶画眉草 (*weeping love-grass*) 和肯塔基羊茅 (*Kentucky fescue*)。除非对它们定期施肥，否则这些覆盖植物将会退化，从而有毒物质就又会暴露出来，并被侵蚀。在没有草被用来稳定挖出物外坡表面的地区就仍受着滑坡之害。在西部地区，成功的恢复依赖于土壤、植被和降雨的联合作用 (见Packer, 1974)。年降雨量的变化是极端重要的，因为干旱能使一切恢复的企图毁灭。用于在西部干旱地区恢复植被的短命普列利禾草种类的种子已经供应不足了。在西部的荒漠地区，由于干旱使得植被再生极为困难，因而至今还有一种恢复的方法。

工业 化 和 城 市 化

没有一种土地利用方式的改变比工业化和城市化这种人类演替的顶极类型来得更完全彻底了。自然植被被人类破坏，并为混凝土、沥青和钢铁所造成的永久性生态裸地所取代。但尽管在这些地方，各种各样的动物和植物的类群还是能够生存。褐家鼠、普通岩鸽 (*common rock pigeon*)、欧掠鸟 (*starling*)、英国麻雀 (*English sparrow*)、蟑螂以及苍蝇都是这种环境中常见的，还有一些禾草、藻类和其它植物也能在水泥地的缝隙中和一些空地上找到栖身之地。夜鹰则生存在取代了天然悬崖的由高大建筑物构成的人工峡谷之中。从工厂、炼焦炉和冶炼厂冒出的烟气破坏了周围地区的植被。甚至当这些因素消除以后，植被开始恢复也需要许多年以后。在被污水、工业废物和淤塞所污染的河流中，象鳟鱼那样的需氧鱼类没有了；取而代之的则是那些鲤鱼和杜文鱼，它们能够适应于污染条件。为了发电而建筑的水坝使陆地群落被淹没，并把部分河流群落变成深湖。迁徙鱼类，尤其是鲑鱼就会被阻拦而不能达到其在上游的产卵地。

一个地区的人类定居也经历一种演替。最先居住和过往来于某一地区的，即先锋者，是猎人和设陷阱捕兽的人，他们除了猎取动物外，在土地上几乎没有留下什么痕迹。随后就是粮食种植或放牧开垦，这就安全改变了自然群落。有些植物和动物可能被消灭了，自然演替可以回复到早期阶段并且更经济化的生产状态和新的动物被引入。如果这片土地太贫瘠或被滥用以致不能从经济上满足人类社会，这片土地就会从这种状态下回复到自然植被。当我们穿过原野时，就能发现过去的居民点和被遗弃的土地。城市废墟，旧的石头和围墙篱笆，房屋和坝基，丁香树，隐藏在树林中的水井和泉水，全都表明过去人类占据过这些地方。

工业化和城市的建立是人类演替的顶极阶段。在肥沃的农田上郊区居住地的迅速增长，标志着这种演替类型。正象森林发育的各个后期，有各种演替趋向一样，在城市发展

展的各阶段也有一些演替趋向。城市群落起始于一个小的核心点，并向四周农村扩展，就象森林侵入一片旧农田一样。这种向外的扩展或侵入占领着周围的农村。

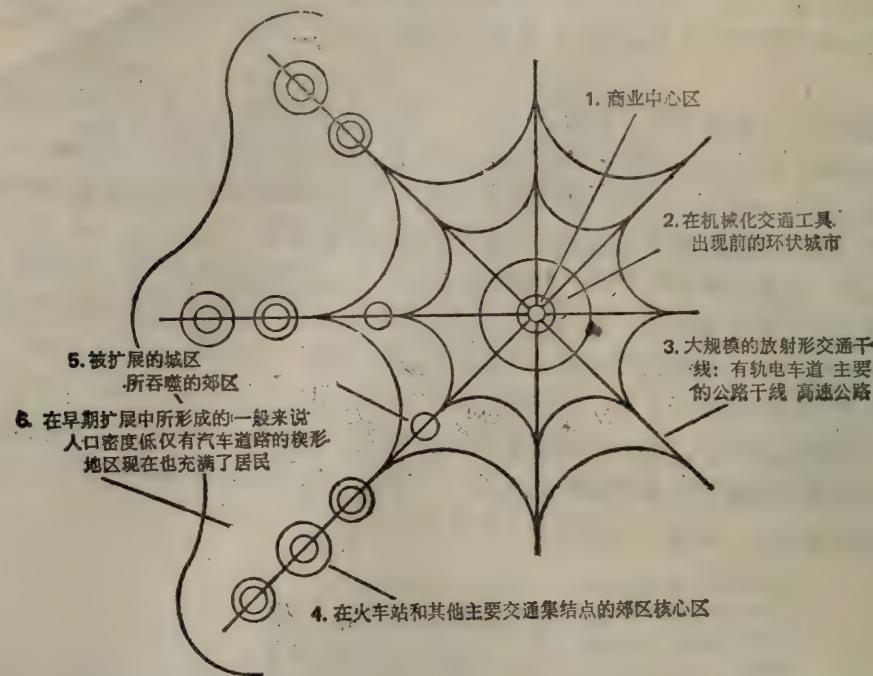


图8-13 市区的扩展类似于弃耕地的演替，如同森林侵入弃耕地一样，市区、郊区侵入乡村，它们随着交通干线的伸展而扩展，本模型显示了这一点（采自 Mayer, 1969。经美国地理学会实验地理委员会的允许，据Resource Paper • 7 “Spatial Expressio of Urba Growth” 复制）

最初的城市中心是建立在最令人惬意的地方。但是由于所有的住宅和附属建筑不能都设在城市中心，一种另外的过程就产生了，基于社会经济情况、文化及民族，这种过程导致社会单位和机能单位间的分离 (Mayer, 1969)。由于城市发展了，形成另一个中心区的压力迫使其向外扩展。这种向外扩展或侵入由于土地的使用功能、人口和交通工具等方面的压力（竞争）而不以等速率进行。由于一个环带对紧靠着它的外层环带施加压力，因而它最终要取代这个外层环带。与此同时，这个受到压力的外层环带又趋向去侵占更外一层的环带或占据新的区域。因而一个演替阶段趋向于取代另一个 (见图8-13)。

随着时间的推移，成熟的群落，即中心城市，衰退了并且围绕着这个核心的环带开始不那么令人惬意了。建筑破旧了；工商联合企业开始不那么有效力了，并且远离生产源，即那些在外层环带上或处于早期演替阶段的年青的、蓬勃发展的群落。在那里，取决于交通运输、商业中心和工业区发展的新的城市中心区域发展了。当这些新的中心区域开始巩固地建立后，它们也同样开始施行它们自己的演替压力和演替格局。很快，它们就会被日益扩展的市区所淹没。

与此同时，在原来的中心区，那些曾经由于较高的社会经济等级而存在的核心区 (core home) 已经是听任于新的迁入者的摆布了，原来的居民已经移到外层环带。而

该核心区的新居民当改善了其社会经济地位以后，也搬到相邻外层环带，同时在这些外层环带的居民又搬到更远的地方。最后内城 (inner city) 的结构变得没有吸引力了，人口密度下降，很快这个核心地区就成为不能收到任何经济收入的衰败地区。这时，辅助的公共干预就成为必需。正象火灾其它自然事件能使年老、衰败的自然群落更新一样，城市更新则表现出一种使核心区恢复演替早期的，有较高生产力的阶段的趋势。

摘要

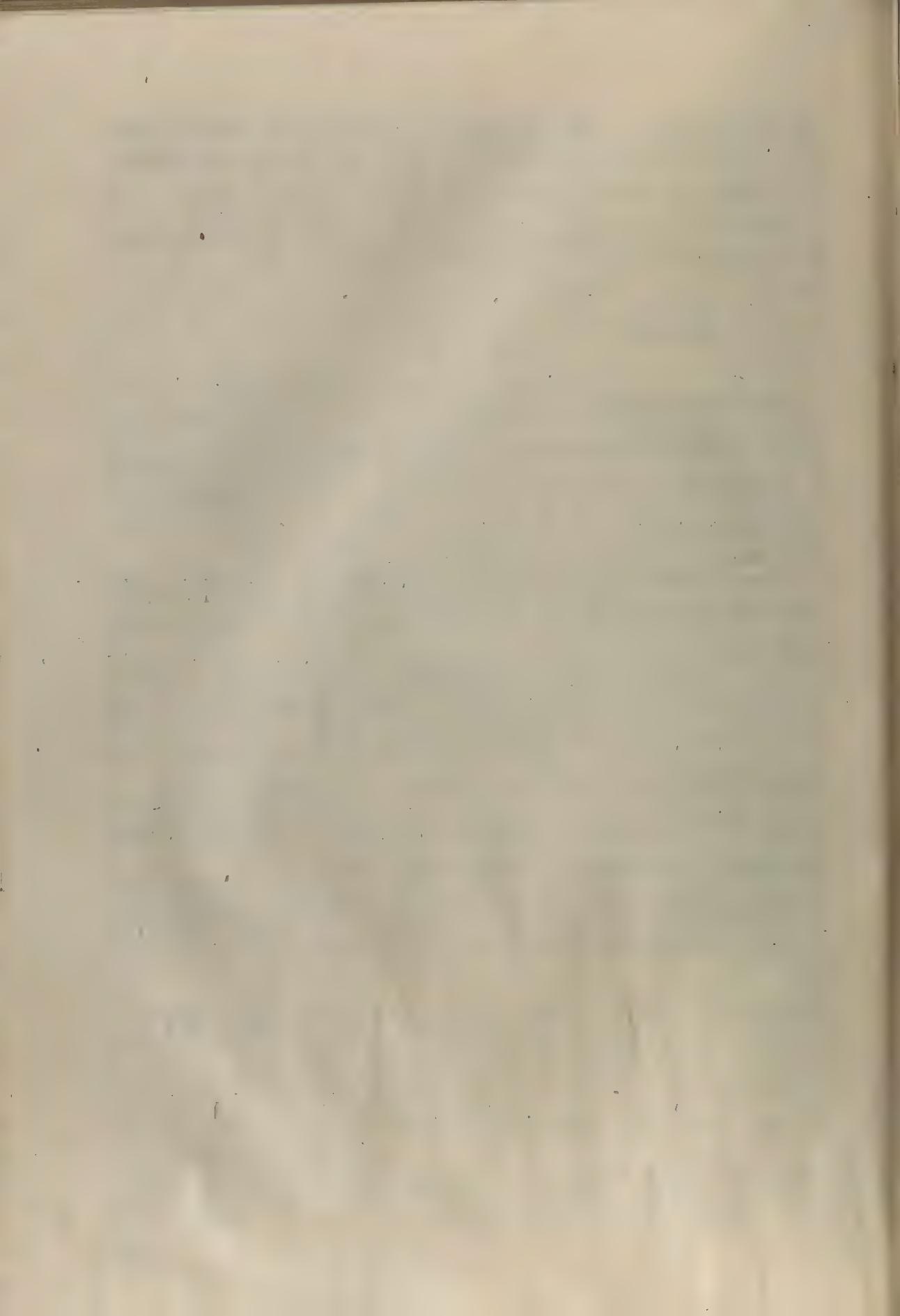
随着时间的推移，自然群落变化了。今天的旧田野变成了明天的森林；普列利原野上的杂草地会变成草原。这种从一个群落到另外一个群落的逐渐变化就称为演替。演替是以物种的结构上的前进性变化、生物量的增加和有机物质的积累，以及在群落生产和群落呼吸之间逐渐平衡为其特点的。这个变化部分是由于生物自身引起的。当它们开发了环境，它们自己的生命活动使得生境不适用于它们自己存活。但这却为另一组不同的生物创造了环境。在水生环境中，由于积物的积累而引发的自然环境的不断变化影响并加速了演替。最终，或多或少地达到一种与环境平衡或稳定的状态。这种状态称为顶极，只要不受到干扰，它就能够自我维持，并且通常能够长久存在。

但是没有几个群落是不受到干扰的，并且导致干扰的最大因素就是人。人类极大地改变了地球上的自然群落。至于火灾，通常是人类引起的，使演替回复到早期阶段和改变群落的组成甚至群落的类型。在为获取木材而进行的森林采伐中，人们常常不是将林木全部砍走，就是留下质次的或遗传性能不良的林木，用它们来繁殖森林。森林和草原上家畜及管理不善的野生草食动物的过度啃食，使草原上的土壤裸露和使森林受到严重干扰，甚至被破坏。人类为了取得食物，已经除掉了大量的自然植被，并代之以简单的、高度人为控制的、适应于在干扰生境下生长的栽培种群落。这种作法已经引起了害虫的爆炸，加速了未受保护的土壤的侵蚀，并且改变了农田废弃后演替群落的性质。在矿物，尤其是煤的开采中，大面积的山地和普列利草原被翻，它们的自然植被被破坏，水循环被改变。尽管以后进行回填，但是将来的植被发展会是一种什么情况还基本上不可知。

没有一处土地比工业和城市地区改变得更彻底了，这是一种人类演替的顶极类型，有它自己的发展阶段。这种演替伴随着来源于工业和人类废物的空气和水的污染。水生生态系统的营养物增加导致文明富营养化，其特点是物种多样性下降和富营养种类取代贫营养种类。

大概自然群落的最显著的特点就是其动态性质。它们在时间上不断地变化，在发展的早期变化迅速，在晚期就比较缓慢。甚至看起来最稳定的群落也会变化。过去地质期它们的这种变化反映在化石记载上。将来会发生什么样的变化，以及这些变化的速度快慢，还是一个问题，只能时间才能回答。

〔季 英 译 孙儒泳 校〕



第三篇 种 群

第九章 种群的特征、增长和调节

生态学上认为种群 (Population) 是占据一特定空间的同种生物的个体群。但是，种群是一个在其中可以进行能流和营养循环的单位。它也是一个自我调节系统，一个有助于维持生态系统内部稳定的自动调节机制。种群具有出生率、死亡率、生长型、年龄结构、密度以及在时间上和空间上的数量扩散。

密 度 和 配 置

大家知道，密度 (density) 是种群的一个特征。我们对于在拥挤的状态和在空旷的地方是敏感的。我们论述的个体数量，是指被限制在一定空间内个体的总数。种群的大小和一定单位空间的关系即是它的密度。

人口普查局每十年统计一次居住在美国的人口数量。野生生物和渔业生物学家，在与他们有关的范围内，统计鱼类和猎物的数量。林学家勘察林分木材的现存量时，便测量树木的数量和体积。人们往往用每平方英里*、每公顷、每平方米中有多少来表示他们的结果。这是粗略的密度。但是种群在一个单位空间内并不是占据所有的空间，因为并不是所有的生境对它们都是适宜的。生物学家们能够计算出生活在一平方英里面积内鹿的数量，但是在这个面积内，鹿无论如何也不能利用全部的土地，因为有人类的居住，土地被耕种，缺乏它们所需要的植被或食物。每平方米土壤样品中可能含有 2 百万个节肢动物，但是这些节肢动物并不完全栖息在整个基质上，因为它们仅仅栖息在土壤孔隙中。某些菊科植物，如黄花在久耕地上由于土壤条件和与其它久耕地植物竞争的原因，成群星散的或簇生的生长着。不管如何，始终均一的生境可能出现，但事实上经常又是不同的，因为在光、湿度、温度或地形等这些提及的一些条件下具有微小的差别。每个

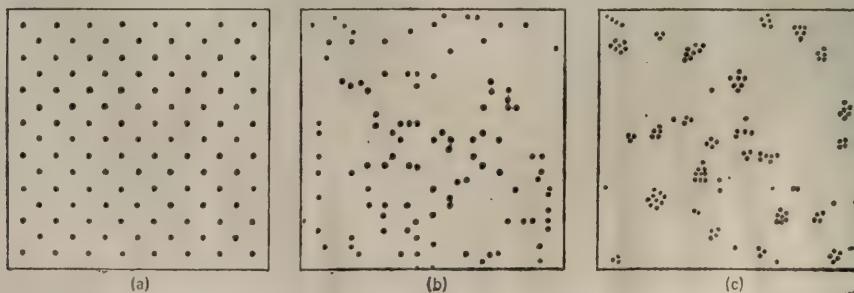


图9-1 种群分布的格局。 (a) 均匀分布, (b) 随机分布, (c) 集群分布之间差异的特点

* 1 英里 (mile) [= 1609.344m]，下同。——译者注

有机体仅占据能够充分满足它必要条件的地段，这导致了斑点状的分布。准确地说，有机体的密度应该是指作为生存空间的有机体数量的总计，这便是生态学的密度(ecological density)。

生态学的密度是很少估计的，因为用多大比例的生境来表示生存空间是困难的，在美国威斯康星州无尾白鹤鹑的密度，是用每英里绿篱上鸟篱*中的个体数量来估计的，而不是用每英亩鸟类的个体数量估计(Kabat和Thompson, 1963)。这是一个在生态学上比较真实的估计。确定出恰好是哪个地区对一个特定种类的有机体是可资利用的以及这一地区恰好在多大程度上是适宜的，这是种群生物学方面最重要的问题之一。

有机体在空间如何配置，与密度有着密切的关系。种群的个体可能是随机分布(random)，均匀分布(uniform)或者呈集群分布(clumped)(图9-1)。假如种群的个体是随机分布，则每个个体的位置不受其它个体的牵制。随机分布种群的成员是很稀疏的，森林地面的一些无脊椎动物，特别是蜘蛛类表现为随机分布(Cole, 1964; Kuenzler, 1958)。另一个例子是在北美洲东北部海岸潮间带浅泥滩中的蚌蛤(*Mulinia lateralis*)。相反个体间可以是均匀分布或者是或多或少的均匀间隔。在动物界均匀分布通常是由于某些形式的种内竞争，例如领域性(territoriality)造成的。在植物中出现均匀分布，是当森林之中树木的树冠和根为了空间、沙漠之中的植物为了水分而激烈竞争的时候(Beals, 1968)。最普通的类型是集群分布[有时称为接触分布(contagious)]，集群产生团聚体，是植物和动物对生境差异、每日和季节的气候变化、繁殖的方式和社群性(social)等反应的结果。由于社群性、经济和地理



图9-2 在纽芬兰的诺尔保尔(Noel Paul)河低地驼鹿群体的随机分布(引自Berg erud和Manuel, 1969)

* 鸟篱即鸟类栖息活动的灌丛。——译者注

的原因，人类的分布是成集群或团聚体（aggregate）的。

集群分布有各种各样的等级和类型。不同大小的类群可能是随机的或者是非随机的分布在—个地区。集群体可能从很多小的集群体到一个集中的集群体。假如环境条件刺激它，种群能够沿着某些景观特征，例如河流，留下无人居住的剩余部分集中成长带状或狭长带状（图9-2和9-3）。

单位面积内的密度仅仅提供了很少关于种群的资料，与种群如何分布相比，则是次要的。密度不能定期的提供在一个种群中个体集中和分散分布的不稳定信息。简单的改变一个分布区域的范围，也就改变了其密度水平。种群的密度涉及实际占领区才是富有意义的。

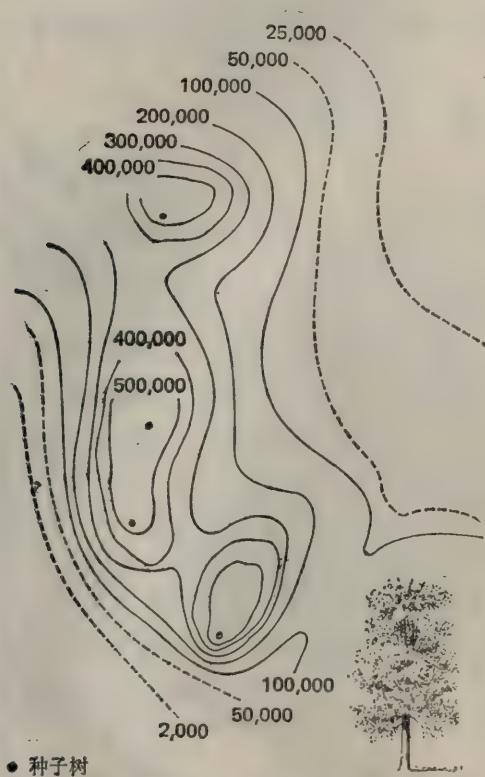


图9-3 每年美国鹅掌楸种子漂落的格局，黑线表示相同的播种密度，种子由风传播（引自L.G.Engle, 美国鹅掌楸种子漂落的格局。Central States for Expt. Stat. Note 143, 1960）

（图9-4）。

一个种分布区的范围不是固定的，而是受到很大的影响，特别是其边缘部分。生境的变化、竞争、捕食和气候的变化等，都能够改变种现有的分布区。种的分布区可能在某一年扩展，而在其它的年份收缩。影响一个种的分布区的众多变量和一个种的区域适应，是属于生物地理学的主题。

种群的有机体不仅仅有空间分布，而且它们也存在着时间上的分布。时间上的分布可能是生理节奏，与一日的变化；季节性变化；月变化或潮汐的变化等有关。分布也

从实践的观点来看，密度是种群的一个重要参数。人类种群密度与经济的增长，城镇、城市、地区、州和国家的发展与管理相联系着。增大和缩小的种群可以说明种族的经济、社会风俗和运输系统。人类的分布必然引起了土地的利用问题和环境污染问题。野生生物学家必须了解关于猎物种群的密度，以便调正狩猎和控制生境。林学家对木材经营管理和立地质量的评价部分地以林木的密度为依据。密度与郁闭度、生理压力，扩散和种群的生产力有关。如果池塘中鱼类的数量太少，森林中的树木太多，它们都没有有效的利用能量的能力。太多的鱼或太多的树木意味着每个个体得到的能量低，因此降低了利用的效率。

种群并不是均匀的分布遍及一个地区。当种群局部配置时，可能被个体的间隔所限制，在大规模的情况下种的配置如同单独的种群一样。单个种群能够依次成群的集中在某一区域内。种群的区域性分布形成一个种的整个分布范围

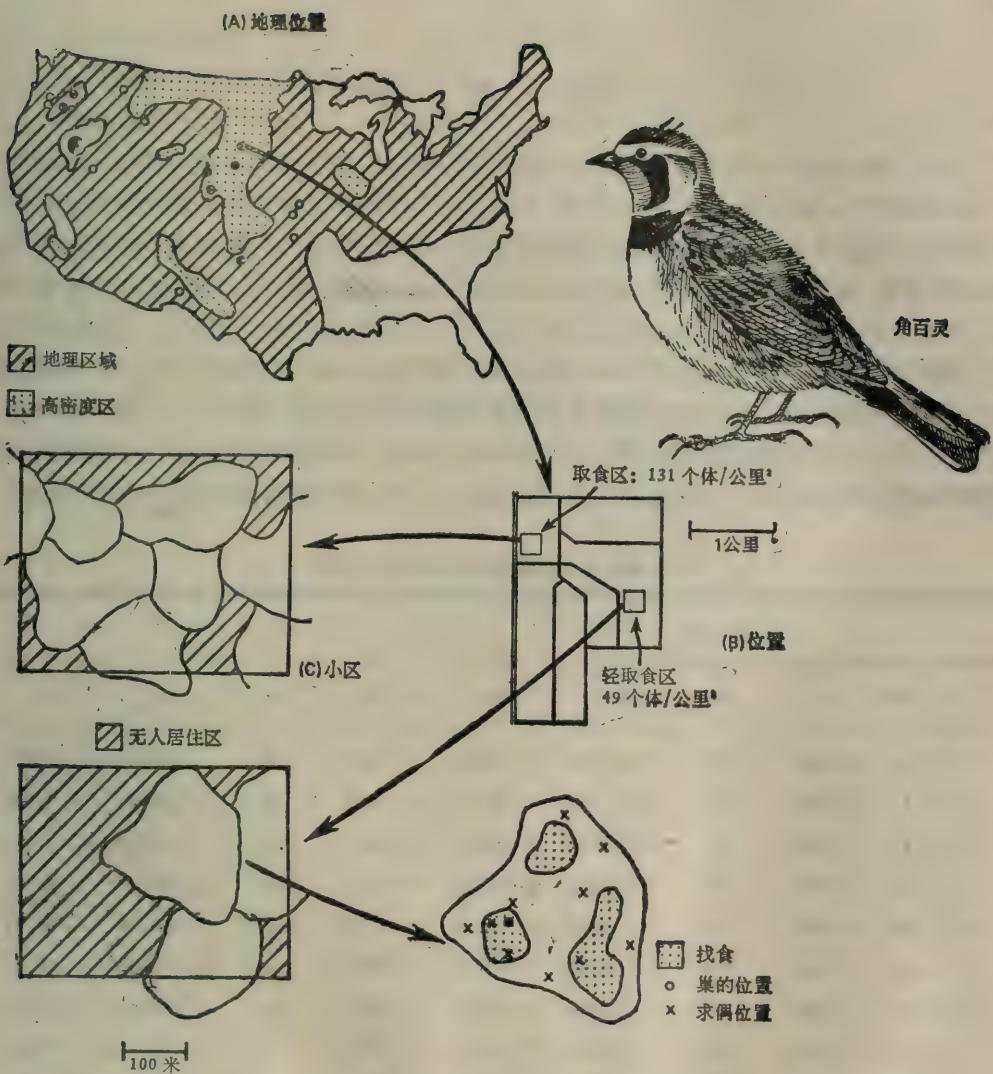


图9-4 有机体的种群在它的分布区内的分布是不相同的。(a)有些区保持着比另一些区较高的密度,如图上表明的角百灵(*Eromophila alpestris*)的分布范围。(b)在一个区域内鸟类的分布区受到生境适宜性的影响。(c)在特定的生境内,鸟类的分布受到区域性作用情况的影响。在每一区域内,该区域的某一部分被用于不同的用途(引自Wiens, 1973。© Ecological society of America)

能包含较长的时期,如包括一年的波动、演替变化和进化的变化。白天和夜间环境的节律决定了花在一天的特定时间内花瓣开放,以便吸引食花蜜的昆虫,也决定了浮游生物从水的深层到上层的逐日迁移,夜间活动动物的出现以及白天活动动物的睡觉。栖息在潮间带的有机体在行为上也呈现节律,它们的出现和消失与潮汐的节奏恰好相吻合。在森林和原野、野花种群的变化和动物迁移的返回和消失,是季节性变化的结果。森林和原野的种群在春、夏、秋、冬四季是十分不同的。

在一定区域内种群的密度和增长的速度,取决于通过出生和迁入(immigration)进入种群的个体数量和离开或死亡的数量,对于种群大小两个主要影响是死亡率和出生

率。

死 亡 率

死亡率 (mortality)，甚至在子宫内和卵的时候就已开始，可以用死亡的概率 (probability of dying) 或死亡率 (death rate) 中的任何一个来表示 (Davis, 1960)。死亡率是某一间隔期死亡数除以在这个期间内生存着的有机体的数量： $d = D/Nt$ 。死亡的概率或死亡率 (mortality rate) 是在某一间隔期间死亡的数量除以开始时的种群，即在开始时期活着 (alive) 的数量： $M = D/Nt$ 。后者的余数是活着的概率，也就是存活者 (survivors) 的数量除以在该群中开始时的数量。因为对于种群来说，存活者的数量比死亡的数量更为重要，那么死亡数和死亡率就可以像存活者或期望寿命 (life expectancy) 即种群成员还活着的多年平均数那样来更好的表示。为了编制一个清晰而又系统的死亡率和存活者的图，可以编一个

表9-1 1966年美国人口生命表

年龄	男 人				女 人			
	l_x	d_x	q_x	e_x	l_x	d_x	q_x	e_x
0	1000	26	.02576	66.75	1000	20	.01997	73.86
1	974	4	.00405	67.51	980	3	.00338	74.36
5	970	2	.00253	63.78	977	2	.00183	70.61
10	968	8	.00260	58.93	975	1	.00153	65.74
15	965	7	.00730	54.08	973	8	.00295	60.83
20	958	10	.00992	49.46	971	8	.00357	56.01
25	949	9	.00938	44.93	967	4	.00440	51.20
30	940	10	.01088	40.33	963	6	.00632	46.41
35	930	14	.01520	35.74	957	9	.00911	41.69
40	916	21	.02345	31.26	948	13	.01391	37.05
45	894	33	.03716	26.94	935	20	.02104	32.53
50	861	51	.05956	22.88	915	28	.03082	28.18
55	810	75	.09216	19.16	887	40	.04501	23.99
60	735	97	.13260	15.84	847	56	.06601	19.99
65	637	124	.19505	12.86	791	84	.10673	16.22
70	513	137	.26772	10.35	707	114	.16147	12.84
75	376	132	.35064	8.22	593	146	.24644	9.81
80	244	115	.47188	6.33	447	170	.38102	7.17
85+	129	129	1.00000	4.75	276	276	1.00000	5.05

引自Keyfitz和Flieger, 1971年的资料。

生命表 (life table)。生命表开始是由人类的大学生人口发展起来的，并且由人寿保险公司的统计员应用，那时只是一个简单的死亡登记表。生命表由一系列顶端有标记符号的纵栏组成，在考虑到年龄结构的时候，每一栏记叙了一个种群内部与死亡率的关系。生命表总是从一个一定大小的种群开始，该种群经常为1000个体，包括出生的或孵化的（表9-1和9-2）。这些栏包括有 x ，即年龄单位； l_x 为同一群（股cohort）中存活到 x 年龄动物的数量，或存活到 x 年龄的个体出生的概率； d_x 为从 x 到 $x+1$ 年龄期同一群死亡的分数，或从 x 到 $x+1$ 期间，死亡时期如有出生的可能性，则用十进制的1表示。假如 l_x 和 d_x 改变比例，即假设 x 到 $x+1$ 时期死亡动物的数量除以在年龄 x 开始时动物的存活数量，其结果是年龄比 (age-specific) 死亡率 q_x 。两个附加栏是 L_x ，即平均存活年龄， T_x 为存活年龄的总计。这两栏用来计算 e_x ，即每个间隔期末的期望寿命。 L_x 的值是从 x 到 $x+1$ 年龄间隔存活数目的总和除以2得到的。 T_x 值是由表底向上全部累积 L_x 的值得出的。期望寿命 e_x ，是根据各龄级 x 的 $l_x t$ 除以 T_x 得到的。

过去有一时期生命表的资料，仅仅是在实验室动物和人类的研究中获得的。随着人

表9-2 1966年毛里求斯岛人口生命表

男 人					女 人				
年龄	l_x	d_x	q_x	e_x	l_x	d_x	q_x	e_x	
0	1000	69	.06942	59.48	1000	58	.05848	63.71	
1	931	26	.02824	62.89	942	27	.02917	66.64	
5	904	8	.00929	60.69	914	7	.00787	64.61	
10	896	5	.00564	56.23	907	3	.00361	60.10	
15	891	6	.00682	51.54	904	7	.00734	55.31	
20	885	6	.00646	46.87	897	13	.01416	50.70	
25	879	7	.00815	42.16	884	13	.01512	46.39	
30	872	9	.01067	37.49	871	15	.01724	42.06	
35	863	19	.02151	32.86	856	17	.02026	37.75	
40	844	22	.02646	28.53	839	16	.01898	33.48	
45	822	33	.04051	24.23	823	24	.02925	29.08	
50	788	59	.07459	20.14	789	30	.03792	24.89	
55	730	84	.11548	16.54	768	50	.06513	20.76	
60	645	114	.17648	13.36	718	68	.09432	17.02	
65	531	129	.24349	10.67	650	9	.14928	13.52	
70	402	138	.34330	8.29	553	115	.20811	10.44	
75	264	121	.45652	6.32	438	141	.32172	7.50	
80	143	72	.50084	4.62	297	143	.48035	4.85	
85+	72	72	1.00000	1.89	154	154	1.00000	2.01	

引自Keyfitz和Flieger, 1971年的资料。

表9-3 根据标志松鼠的初生幼仔编制的生命表 1956—1964（雌、雄总合）

标志年 (x)	标志 幼体数	重捕年								
		1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	
1956	40	8	4	8	2	0	0	0	0	
1957	138		60	30	28	13	9	4	3	
1958	220			61	26	12	10	7	3	
1959	193				58	26	19	12	9	
1960	162					19	13	8	6	
1961	99						4	1	1	
1962	82							18	6	
1963	80								25	
年龄 (x)	存活总数	可供重捕的最大贮存量			每1000可供重捕的存活数					
0—1	1023	1023			1000.0					
1—2	253	1023			247.3					
2—3	106	943			112.4					
3—4	71	861			82.5					
4—5	43	762			56.4					
5—6	25	600			41.7					
6—7	7	407			17.2					
7—8	8	178			16.9					
年龄 (x)	存活数 (d_x)	各年龄死 亡个体数 (d_{x+1})	各年龄按比 例的死亡率 (q_x)	各年龄存 活平均数 (L_x)	各年龄存 活总数 (T_x)	各年龄存 活数 (e_x)	期望寿命			
0—1	1,000.0	752.7	0.753	538.9 ^a	989.6	0.99				
1—2	247.3	134.9	0.545	179.9 ^b	450.7	1.82				
2—3	112.4	29.9	0.266	97.4	270.8	2.41				
3—4	82.5	26.1	0.316	69.5	173.4	2.10				
4—5	56.4	14.7	0.261	49.0	103.9	1.84				
5—6	41.7	24.5	0.588	29.4	54.9	1.32				
6—7	17.2	0.3	0.017	17.1	25.5	1.48				
7—8	16.9	16.9	1.000	8.4	8.4	0.50				

a) $n = \frac{1000 (1-e^{-1})}{i} = \frac{1000}{i} \cdot q_x = 0.635$.

b) $n = \frac{l_x + (1)}{2}$.

引自Barkalow等, 1970。

口调查方法和年龄测定技术越来越精确，可以获得编制某些种类概要生命表所需的最低限度的充分数据 (Deevey, 1947; Hickey, 1952; Caughley, 1966)。要获得有关野生动物死亡率和存活者的情报是困难的。死亡率可以由同一时间出生的动物的大量死亡的年龄的估计来确定(参看表9-3)。这个步骤可能包括标记或围圈相当大量的动物。这样的方法为 d_x 栏提供资料。可以记录在出生时标记的动物的死亡年龄，但不必是出生在同一季节或同一年的。提供给 d_x 栏的资料是从数年和数个同一群的数据中汇集的。另一个方法，是利用有关种类的代表性尸体进行年龄鉴定。死亡年龄的确定，鹿是通过仔细鉴定牙齿的损坏和更换的情况，有蹄类和食肉类通过牙齿骨质部分增长的环，山羊通过角上的年轮和从眼睛晶体的重量获得。这些资料也归入 d_x 栏内。对被一些大的灾害而消灭的种群的标本，其死亡时年龄的记载，可以得到 l_x 系列的数据。从狩猎旺季猎取成年动物所编制的生命表，为 l_x 栏提供了资料，因为样本是从活着的种群得到的。但是这些数据偏向适于较老的龄级，特别当这些资料是在两个繁殖季节之间收集的。

有两种生命表，一种是同一群或动态生命表 (dynamic life table)，记载着全都在同一个时间内出生的一群动物的死亡。例如一个动态生命表 (表9-4)，这是远离苏格兰的罗姆 (Rhum) 岛上赤鹿的生命表。它是根据1957年出生的赤鹿的数量，从调查资料 (年轻的和成年的加以区别) 和从1957—1966年期间内死亡的赤鹿的标本中获得

表9-4 赤鹿的动态生命表 (罗姆岛, 1957)

x (年龄, 年)	l_x (x 年龄级开始 时的存活数)	d_x (各年龄的 死亡数)	e_x (期望寿命平 均余年)	$1000q_x$ (死亡率/1000)
雄鹿				
1	1000	84	4.76	84.0
2	916	19	4.15	20.7
3	897	0	3.25	0
4	897	150	2.23	167.2
5	747	321	1.58	430.0
6	426	218	1.39	512.0
7	208	58	1.31	278.8
8	150	130	0.63	866.5
9	20	20	0.5	1000
雌鹿				
1	1000	0	4.35	0
2	1000	61	3.35	61.0
3	939	185	2.53	197.0
4	754	249	2.03	330.2
5	505	200	1.79	396.0
6	305	119	1.63	390.1
7	186	54	1.35	290.3
8	132	107	0.70	810.5
9	25	25	0.5	1000

引自V.P.W.Lowe, 1969。

表9-5 赤鹿的特定时间生命表(罗姆岛, 1957)

x (年龄, 年)	l_x (x 年龄级开始 时的存活数)	d_x (各年龄的 死亡数)	e_x (期望寿命 平均余年)	$1000q_x$ (死亡率/1000)
雄鹿				
1	1000	282	5.81	282.0
2	718	7	6.89	9.8
3	711	7	5.95	9.8
4	704	7	5.01	9.9
5	697	7	4.05	10.0
6	690	7	3.09	10.1
7	684	182	2.11	266.0
8	502	253	1.70	504.0
9	249	157	1.91	630.6
10	92	14	2.31	152.1
11	78	14	2.81	179.4
12	64	14	2.31	218.7
13	50	14	1.82	279.9
14	36	14	1.33	388.9
15	22	14	0.86	636.3
16	8	8	0.5	1000
雌鹿				
1	1000	137	5.19	137.0
2	863	85	4.94	97.3
3	778	84	4.42	107.8
4	694	84	3.89	120.8
5	610	84	3.36	137.4
6	526	84	2.82	159.3
7	442	85	2.26	189.5
8	357	176	1.67	501.6
9	181	122	1.82	672.7
10	59	8	3.54	141.2
11	51	9	3.0	164.6
12	42	8	2.55	197.5
13	34	9	2.03	246.8
14	25	8	1.56	328.8
15	17	8	1.06	492.4
16	9	9	0.5	1000

引自V.P.W.Lowe, 1969.

的。另一个类型的生命表，是特定时间生命表 (time-specific life table)，一定种群的每个龄级的记载超过一年，它是根据各龄级动物标本在其种群中的数量比例编制的。它包括假定出生率和死亡率是常数，而且那个种群是稳定的。例如赤鹿的特定时间生命表（表9-5）是根据1957年一年间取样的一个种群年龄配置的资料编制成的。在这种情况下 l_x 一览表，表示了一年存活的可能性，而不是出生的生存的可能性。

植物的死亡率没有得到象动物死亡率同样性质概念的论述。编制植物的生命表是不容易的。植物的存活者可以用发芽种子的百分比和实生苗的死亡率与存活率表示（表9-6）。有些研究认为树木和灌木死亡率的百分比是由于干旱、疾病和昆虫的突然暴发引

表9-6 景天 (*Sedum smallii*) 自然种群的生命表

x	D_x	A_x	$A'x$	l_x	d_x	$1000q_x$	l_x	T_x	e_x
生产的种子	4	0—4	-100	1000	160	160	920	4436	4.4
有效种子	1	4—5	-10	840	630	750	525	756	0.9
发芽	1	5—6	+13	210	177	843	122	230	1.1
定居	2	6—8	+35	33	9	273	28	109	3.3
莲座状	2	8—10	+81	24	10	417	19	52	2.2
成熟的植物	2	10—12	+126	14	14	1000	7	14	1.0

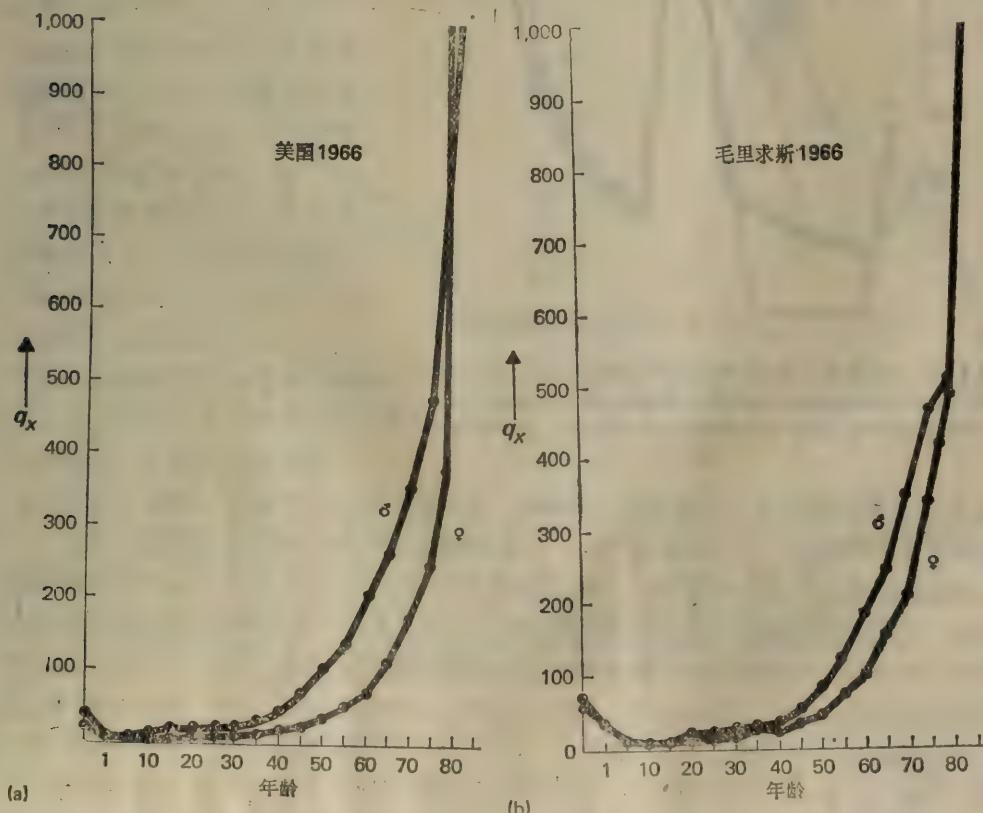


图 9-5 1966年在美国和毛里求斯人类种群的死亡率曲线。尽管两个国家人口统计学上是不同的，毛里求斯是一个幼年生长迅速的种群，死亡曲线遵循着哺乳动物的特有形状

起的。

生命表接近植物死亡率的一个完美的例子是R. R. Sharitz和J. F. McCormick (1973) 为了景天 (*Sedum smallii*) 的发育所编制的, 见表9-6。种子形成的时间被认为是生活周期中最初的观点。

l_x 栏表示每个发育阶段开始时植物存活的数量, d_x 栏表示种子和实生苗阶段死亡的数量。 l_x 栏表示在生活周期中植物存活的平均数, T_x 栏表示在生活周期各阶段开始时种群成员所余植物的总数。一年生植物的期望寿命, 在种子阶段迅速下降, 并且在实生苗定居后恢复高水平。虽然已定居的个体有一个存活的好机会, 但是由于早期死亡率高, 以致平均期望寿命短。

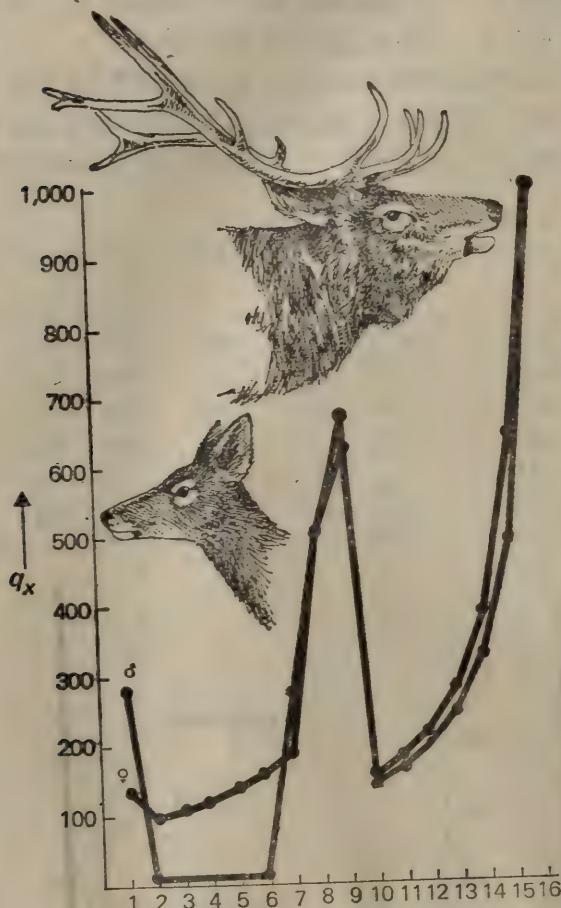


图9-6 在罗姆岛上雄性和雌性赤鹿的死亡率曲线, 6至10岁之间的死亡率迅速增加, 呈折断J型曲线。该曲线可以和同一种群存活率曲线(图9-8)相比较(引自Lowe, 1969年的资料)

6)。哺乳动物的种群是一个粗略的J型曲线。植物种群的死亡曲线可以假设若干形式, 这取决于植物的类型, 一年生或多年生, 以及标绘数据所利用的方法(图9-7)。

存活曲线绘制的方法有两种。一种方法是采用存活数量的对数值或 l_x 栏对应时间的对数值, 时间间隔为横坐标, 存活率为纵坐标(图9-8)。另一种方法是采用存活率与所对应的数据, 时间间隔按平均寿命的百分离差来绘制(图9-7)。存活曲线的正确性依生命表和 l_x 栏的正确性而定。由于生命表, 存活曲线并不是一些标准种群的特征, 而是描绘了在不同地点, 不同时间、不同生境条件下种群的特性, 存活曲线对于一个地区的种群, 在时间或性别与另一个地区的种群相对比是有用的。

存活曲线归纳起来最少有三个假设的类型(图9-10)(Deevey, 1947)。若幼体的死亡率极高, 如牡蛎、鱼、很多无脊椎动物和某些植物, 例如景天 (*Sedum smallii*)

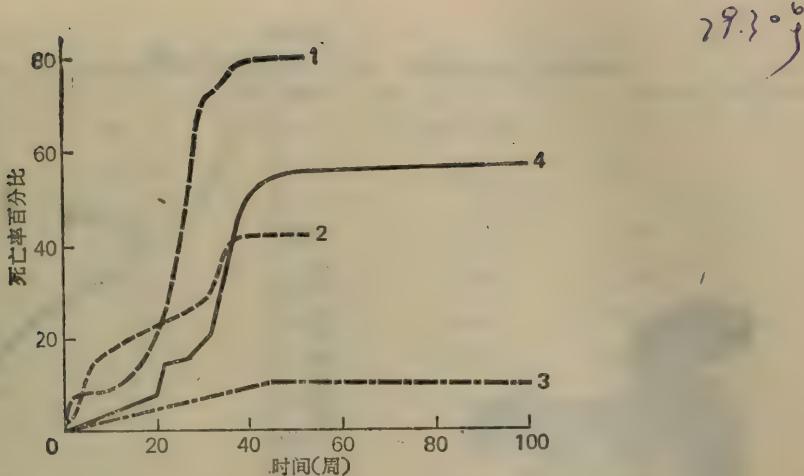


图 9-7 一片纯蒲公英 (*Taraxacum officinalis*) 种群在不同情况下的死亡曲线：(1) 高密度和低光照（长虚线），(2) 低密度和低光照（短虚线），低密度和天然光（点虚线），(4) 水分供应不受限制（实线）（引自 Solberg 和 Simpson, 1974）

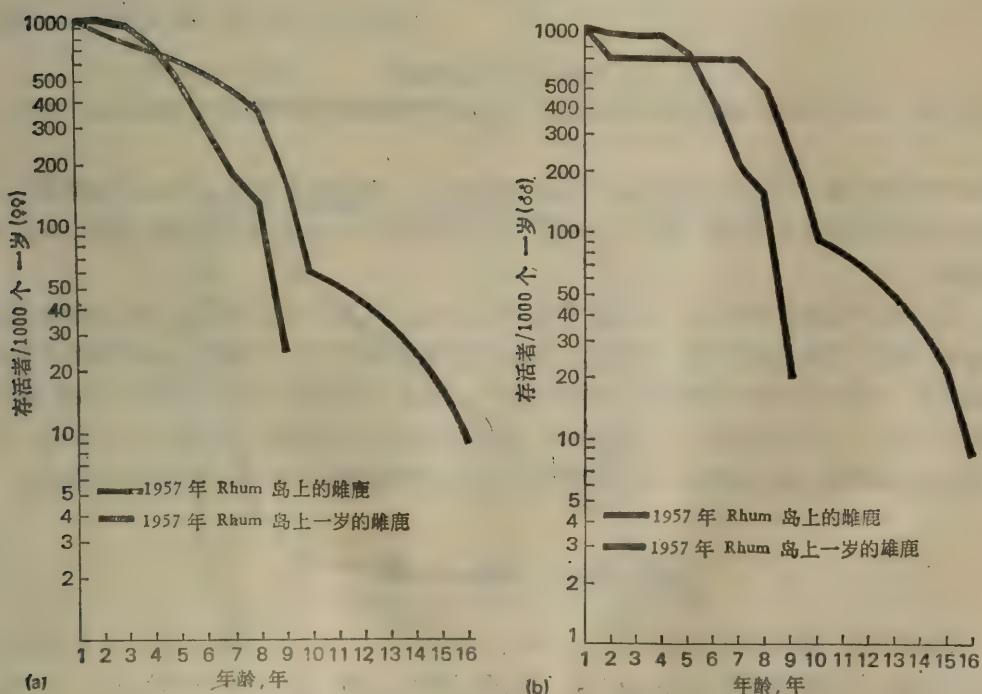


图 9-8 在罗姆岛上赤鹿的存活曲线，由特定时间生命表和动态生命表两者构成。见文内对两个类型的讨论。(a) 雌鹿的存活曲线；(b) 雄鹿的存活曲线。雌雄鹿两者均纳入，并且包含有两个性别大约相同水平的存活曲线（引自 Lowe, 1969）

(图 9-11)，其存活曲线是凹型的（类型 I）。如果死亡率在各个年龄上是相同的，则存活曲线将是直线型（类型 II）（图 9-12）。这样一个曲线是水螅、很多鸟类、啮齿动物的成年阶段和许多年生植物，如芥、毛茛属 (*Ranunculus*) 植物等特有的（图 9-13）。当个体倾向超过它们的生理寿命 (physiological life) 时，或当整个生命期有一

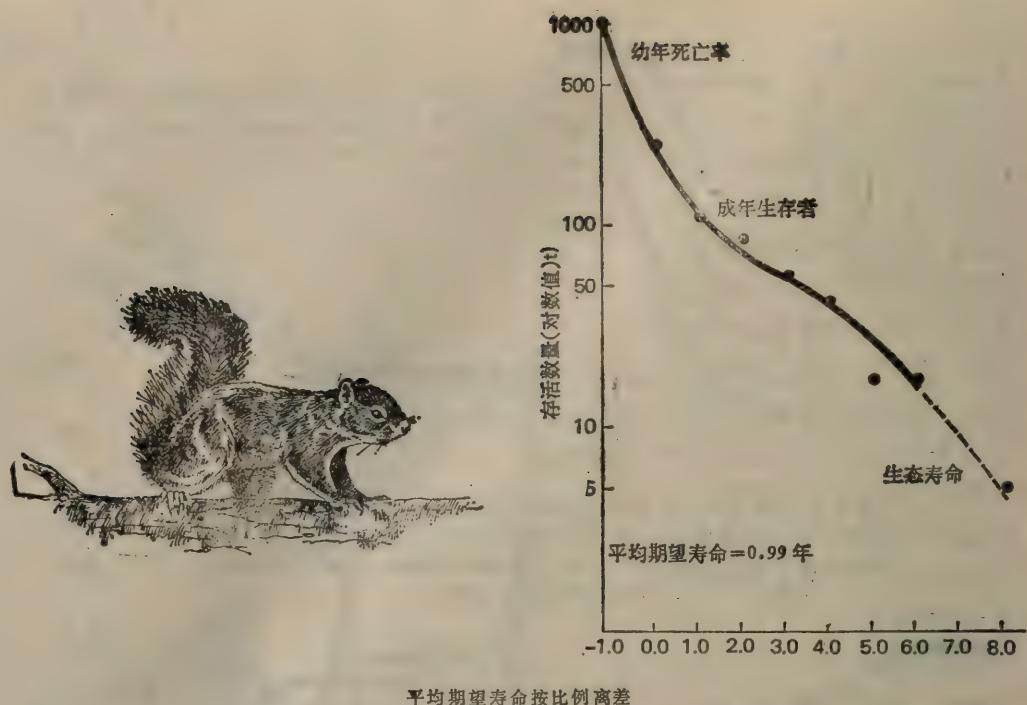


图 9-9 1023个已经知道年龄灰松鼠的存活曲线。利用年龄的平均期望寿命离差绘制(引自Barkalow,1970)

个高度的存活率，并且在种的寿命末期时大量死亡，其曲线是明显的凸型（类型III）。这样的生存曲线对于人类（图9-14）、山羊，其它哺乳动物和某些植物（图9-15）是典型的。

这些仅仅是概念的模型，且不必是实际的。也就是说，不必在某些方面与存活曲线完全相一致。但是它们作为一个模型，种的存活率能够用它进行比较。大多数存活曲线是属于两个类型之间的中间类型，例如瑞典十八世纪中期到现今人口的存活曲线系列（图9-14）。可以看出在十八世纪早期青年人的死亡率是高的，期望寿命却较短。由于医学的发展和环境的改变，存活曲线反映了在平均期望寿命方面朝着最大值转变。

出生率

对种群增长最大影响的常常是出生率（natality），即一个种群内新个体的产生。出生率的统计单位同样用率（rate），可以用自然出生率（crude birthrate）或特定出生率（specific birthrate）表示。如果在确定的期间，例如一年的出生数字，被该期间中点估计的种群数除，其结果乘以1000，这个数值就表示了自然的出生率，用种群单位时间内每1000个个体出生的数字表示。一个更正确的出生率的表示方法是每单位时间内每 α 年龄的雌体生殖的数量，因为繁殖的成功是随着年龄变化的。把雌体的繁殖年龄划分出龄级，每个龄级出生的数量列表表示。由此可以建立特定年龄出生一览表（表9-7）。因为种群的增加是雌体的机能，可以由测定在每一雌体年龄群中出生的雌体平均数量来进一步改进特定年龄出生一览表。这就是通常所说的总繁殖率（gross reproduction rate）。

表9-7 总繁殖率和净繁殖率或替代率，没有利用松鼠种群的 R_0

年 龄	年 龄 结 构	存活 系列		繁殖 率 $m_x^b)$	$I_x m_x^{c)}$
		$I_x^a)$	$I_x m_x^{c)}$		
0—1	530	1.000	0.05	0.050	
1—2	134	0.253	1.28	0.324	
2—3	56	0.116	2.28	0.264	
3—4	39	0.089	2.28	0.203	
4—5	23	0.058	2.28	0.132	
5—6	12	0.039	2.28	0.089	
6—7	5	0.025	2.28	0.057	
7—8	2	0.022	2.28	0.050	
		GRR = 15.01		$R_0 = 1.169$	

引自 Barkalow 等, 1970。

a) I_x = 存活系列。

b) m_x = 雌体后代的雌体的数量。

c) $I_x m_x$ = 存活个体在时间 t_0 时出生后代的数量。

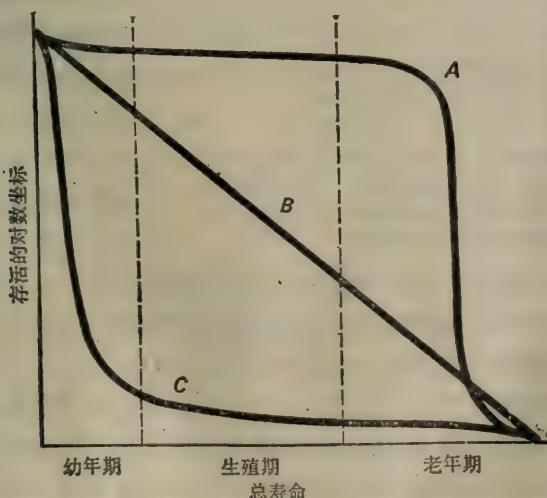


图 9-10 存活曲线的三个基本类型，纵坐标标度可以采用算术方法或对数分级。假如用对数的分级，线的斜度将有以下的变化：(A) 有机体存活曲线是凸型的，接近于种的生理寿命（类型Ⅰ）。(B) 有机体存活曲线在各龄期的死亡率是相等的——在这时的存活数量百分比的增加或多或少是一致的（类型Ⅱ）。

(C) 有机体存活曲线在幼体有着高的死亡率（类型Ⅲ）。

ctive rate)。这与净繁殖率 (net reproductive rate) R_0 ，即在一生中新生体离开雌体的数量或出生在每雌体年龄群中雌体的平均数量形成对照。鉴于它是由每等级的存活数乘总繁殖率计算的，它包括各年龄群雌体死亡率的校正。在人类人口统计时净繁殖率

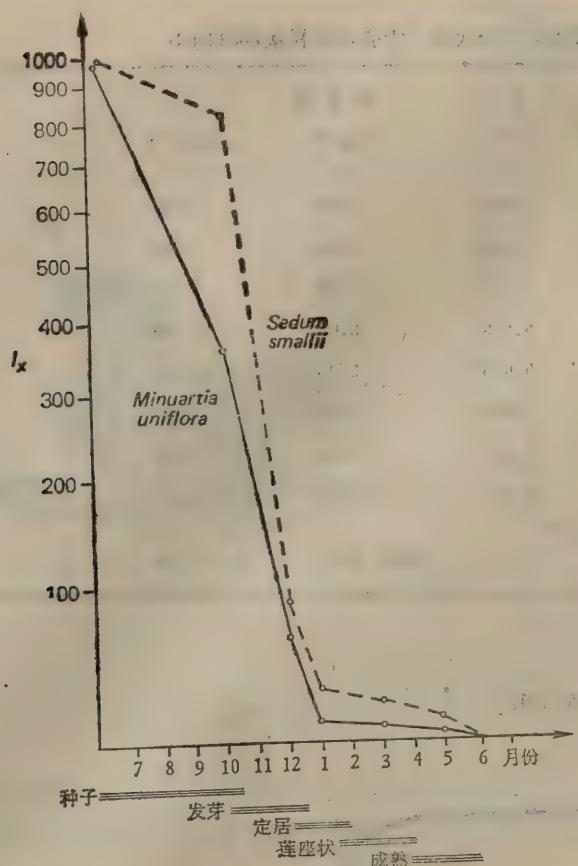


图 9-11 景天 (*Sedum smallii*) 和单花米努草 (*Minuartia uniflora*) 自然种群存活曲线 (I_x)。这些暗示了有机体遇到早期死亡的存活曲线 (引自 Scharitz 和 McCormick, 1973)。© Ecological Society of America

甚至在一个种群内部，在寿命和种子产量方面也是不同的，因为这些不是一年的事件。林木每年种子的产量和种子的发芽能力一样变化很大。植株在一生中生产的种子大量地是难以预测的（进一步的讨论见 Harper 和 White, 1974）。

对于植物出生的同等形式是种子的萌发。种子在萌发之前通常经历一个休眠的变化时期，种子能够发芽，休眠经常是必须的，有些植物的种子可以保持数年的休眠，它们埋在土壤或腐殖质中，一直保存到条件有利于种子萌发时为止。一旦种子已萌发，实生苗就开始蒙受死亡的问题。因而一个植物种群在全部时间内由两部分组成，一部分是生长和生产更多的种子，另一部分是成休眠状态作为种子贮藏起来。

经常改为生育率 (fertility rate)，即每 1000 个年龄在 15—40 岁的女性所生育的男、女数量。这就补偿了在性别比例和年龄结构上的差异。

几个很特殊的生命统计方法在植物与动物种群之间存在着差异。其一是统计出生率，植物和动物不一样，它是累积结构的单位；新的枝条、叶、地上芽、地下新根系、新无性系或亲本植物无性繁殖的伸长。这样的一个植物种群存在着两个水平，植物的数量和群体的数量。死亡率和出生率能出现两个水平。植物能获得新的匍匐茎、新芽、新叶，植物体能够一部分死亡而另一部分还活着。植物能通过种子和无性繁殖两方面进行增殖。有性繁殖包括两个过程，种子生产和种子萌发。除了一年生和二年生植物以外，用植物个体和种群来确定种子产量是困难的。多年生植物和木本植物，

年 龄 结 构

除非一个种群由季节性的繁殖和非连续性世代组成，例如一年生植物和动物，否则它们将无疑的都存在着年龄结构的特征，并且对一个种群的出生率和死亡率有着相当大的影响。

种群可以划分为三个生态期：生殖前期（prereproductive）、生殖期（reproductive）和生殖后期（postreproductive）。植物的生殖前期常常被称为幼年期。每个时期相对时间的长短，主要取决于有机体的生活史。在一年生植物中的某些种类生殖前期的长短，对于潜在种群增长率的意义不大，而多年生植物和动物生殖前期的长短，对于增长率有着显著的影响。有机体因生殖前期短，经常增长迅速，世代之间的距离短；有机体因生殖前期长，一般增长慢，其世代时间之间间隔长。

理论上，所有连续性生殖的种群，趋向稳定的年龄配置，即如果特定年龄出生率与特定年龄存活率是相同的，那么在一个种群中每个年龄组的比率也保持相同。当龄级的比

率在一个封闭种群内趋向固定不变时，死亡率与出生率相等。若稳定的状态被任何一个原因所破坏，例如天然的或人为的引起大灾害、疾病、饥荒或迁出等，其年龄组成将随

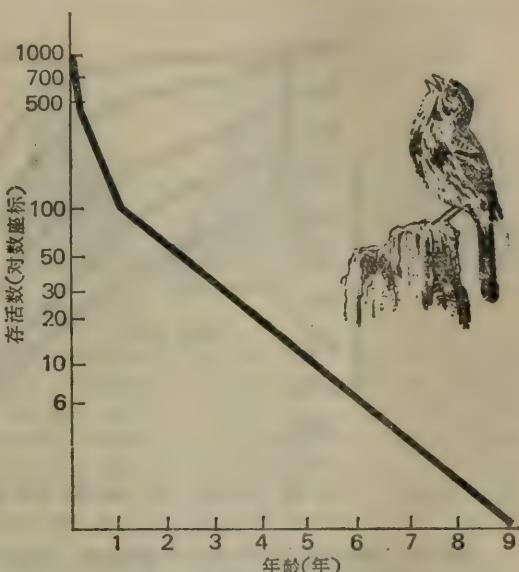


图 9-12 麻雀 (*Melospiza melodia*) 的存活曲线是鸟类的典型曲线。高的幼年死亡率之后，存活曲线是直线形或类型 I

(引自 Johnson, 1956)

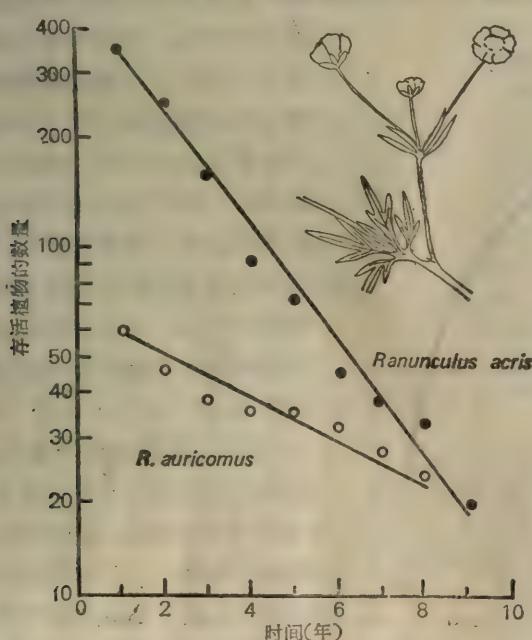


图 9-13 尖毛茛 (*Ranunculus acris*) 和金发状毛茛 (*Ranunculus auricomus*) 的存活曲线，这些曲线属直线型或类型 I (引自 Sarukhan 和 Harper, 1974, 根据 Rabotnov, 1958 年的资料)

着正常状况的恢复而恢复其正常的组成。龄级配置的变化，反映了幼年产量的变化，它们存活到成熟期以及最大死亡率出现的生活时期。引起年龄比率发生改变的任何影响，是由于特定年龄死亡率的改变而影响到种群的出生率。在种群内老龄级的期望寿命是减低的，比较高的部分从生殖级开始，出生率自动增加。相反，假如生命延长，种群的大部分个体进入生殖后期级，于是出生率降低。迅速增长着的种群，死亡率下降是一般的特征，特别是在很年轻的年龄级中，它使比较年轻的年龄群扩大。衰退和稳定的种群是以低出生率为

其特征的，只有极少的年轻个体上升进入生殖龄级，大部分属老龄级。

年龄结构最好用平均年龄的金字塔来形象的表达，它表示了从一个年龄组到另一个

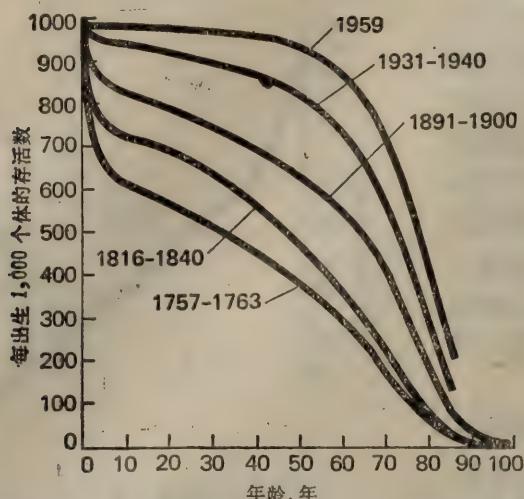


图 9-14 瑞典几个世纪的人口存活曲线，注意随着健康条件的改善和生活水平逐年提高，存活曲线开始接近生理寿命，从凹面型变化成凸面型(引自 Clark, 1967)

年龄组的百分比。随着种群的增长和衰退，个体数量，以及每个龄级在比率上都产生波动。年轻的数量大，是增长着的种群的特征，并且造成金字塔基础的增大。这个大级的

年轻个体，最后进入生殖龄级，如果年轻个体和其双亲一样是多产的，这个年轻龄级将进一步扩大。假如种群既不增长又不衰退时，每个龄级的个体数量趋向相等。若种群是衰退的，那么几乎没有个体添加到种群中，并且种群的个体大部分处于老龄级。由于缺少年轻的个体，只极少量的年轻个体能进入生殖龄级并添加到种群中。

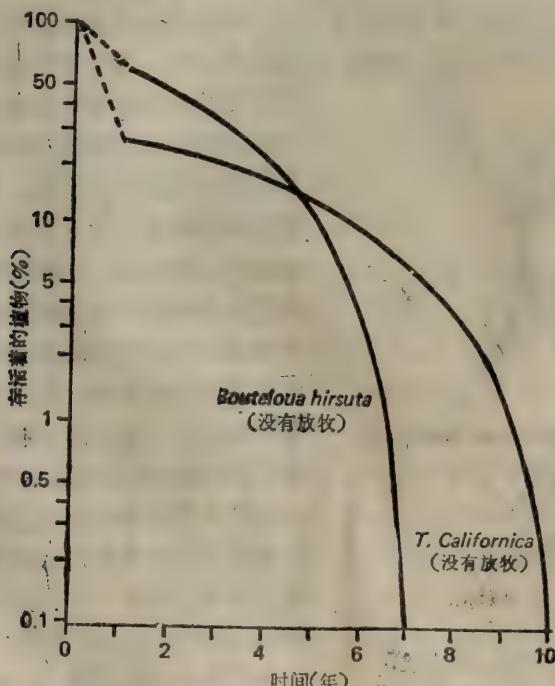


图 9-15 刚毛格兰马草 (*Bouteloua hirsuta*) 和牛尾草 (*T. californica*) 两种牧草的存活曲线，这些曲线是类型 I(引自 Sarukhan 和 Harper, 1974, Canfield 1957 年的资料)

图 9-16 介绍 5 个表达人类种群年龄的金字塔，金字塔 a 有一个宽的基础，反映了幼年年龄组的膨大，很窄的金字塔顶部，反映了老年年龄级只有很少的个体。这样的一个金字塔，显示了一个年轻的种群，该种群增长的数量将进入生殖

期。金字塔b是狭窄的，从一个阶级到另一个阶级之间的比率大约相同。它暗示种群既不增长又不衰退，种群的增长为零。金字塔c显示了一个具大的生殖年龄组的种群，但幼

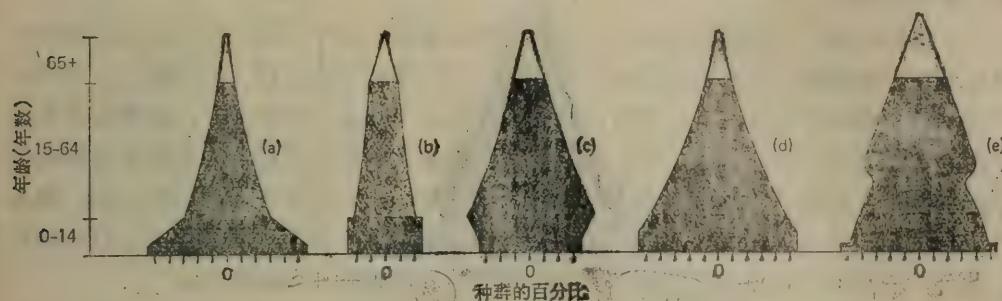


图9-16 种群年龄结构不同类型的图式。按经济学的观点将图式划分为三个大的基本部分：0—14岁为幼年依赖阶段；15—64岁为经济活动年龄；65岁以上为老年依赖时期。（a）宽的基部和窄的顶部，暗示了一个年轻的种群和预示着一个种群的迅速增长。南美和亚洲一些国家属这种类型。（b）年龄结构并示出最小的种群增长，多半是衰老的种群，这是美国和西欧国家人口的特征。（c）基部是狭窄的，反映出生殖率减退，如果出生率继续下降，年龄结构将接近金字塔（e）。（d）种群的年龄结构，死亡率是下降的。其外形接近于（a）的那一级，较多的幼年个体进入生殖的年龄级。（e）这个年龄结构暗示在早期出生率减退，金字塔将向着幼年进入生殖期变化。这个金字塔是美国人口的特征

年的在衰退。它反映通过控制某些出生率造成的出生率减少，同时预示了后来比较小的生殖年龄级。在这样的种群中增长率已被抑制。金字塔d接近于金字塔a的情况。它描述了一个种群其死亡率是减退的，并且朝迅速膨大进展。相对比，金字塔e在生殖前和在生殖后的年龄期，它的种群有一个相对大的部分，并在生殖级有一个明显的缺刻。这至少暗示了两种情况，或者这个种群在近代有一个明显的衰退，如象金字塔c所阐明的那样，或当它们进入生殖年龄期的时候，比较年轻的生殖年龄级的成员经历了一个大的迁移。或者其情况可能是上述两个可能性的联合。

选择了几个国家的年龄金字塔，作为一般年龄金字塔情况描述的某些例子。瑞典的年龄金字塔（图9-17），根据1970年人口调查数字，它是这样一个种群，即种群增长为零和具有一个稳定年龄的结构。1970年美国人口年龄的金字塔（图9-18）与图9-16（c）相似，幼年的数量减退，种群的增长缓慢，并且这个种群是衰老的。在5—25年年龄级膨大部分，预示种群的增大部分转人生殖年龄级，即使生殖率仅仅是2.1的更替水平，种

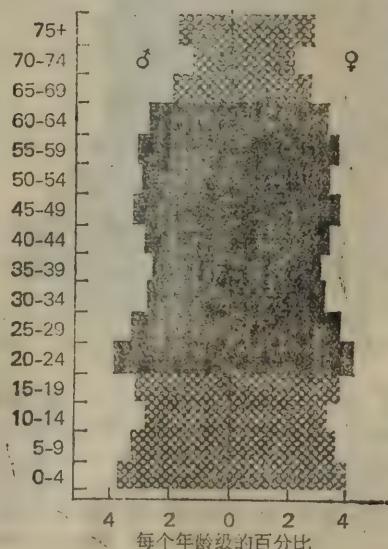


图9-17 瑞典人口（1970）的年龄金字塔。它表示人口增长接近于零的一个国家的特点。金字塔破碎成从属比率的成分（资料引自联合国人口处；R. L. Smith, *The Ecology of Man: An Ecocystem Approach*, Harper & Row, New York, 1976）

群将在某些时间内继续增长，因为有大量生殖个体的存在。在这样的更替率下，美国1970年后人口增长达到零。印度的年龄金字塔（图9-19）是一个宽的基础，这是一个高产的扩展着的种群的特征。

从年龄的结构，人们能测定其它有用的资料，依赖的比率。这个比率叙述了幼年和依赖的老年个体给种群生产部分增加的负担。这个比率的测定，把人口总数划分为20岁以下的，65岁和65岁以上的人口数量，20~64岁的人口数量（图9-17），依赖的比率提供了对教育经费的估价，健康状况，社会的安全和对老年者的帮助，上述这些必须由生殖年龄级提供，稳定的年龄配置和人口增长为零的结果，是对社会服务大的负担，这是进行工作集团被强迫承担的。这对朝幼年数量的减退和老年数量增长发展的人口特别现实。此外，忍受着沉重负担的是拥有大量幼年个体、迅速膨胀着的种群。

种群的历史表现在它的年龄配置上。例如在阿巴拉契亚山脉（Appalachia）的两个对比区，一个是以农业为主、工业比重小、种群稳定为特征的县（图9-20）。另一个

是以种群不稳定、煤矿开采业、爆炸性种群增长为特征的县。

在农业县中每平方英里有比较少的人口，1930年和1940年年龄金字塔具有幼年的膨大的基部，而其后的龄级百分比减少。幼年成员的成员，当他们进入生殖龄级时便明显的离开这个地区，但是数量没有大到以致在金字塔上改变15~35龄级的比例的程度。过剩的幼年已渐渐衰竭，其余的残存者维持相当固定的种群水平。自1950年以来年龄金字塔已暗示是一个稳定的种群。幼年比率低到足以产生出一个狭窄的金字塔基础，龄级的大小从15岁往上是相似的，依赖比率相当高。1930年这个比率是73：20；1976年是63：29。依赖比率的下降，反映了出生率的降低而不是死亡率的增加。生育率，即1000个年龄在20~44岁女人生殖的数量，在1930年是500：1000；1970年是327：1000。1930年人口的35%是15岁以下者；到1970年这个百分比下降到24.2。65岁和65岁以上的百分比从1950年的7.25增加到1970年的14.66，工作龄级从57.7%增加到61.2%。出生率的下降不是由生殖年龄级真正下降造成的。

自然出生率和自然死亡率的变化，使人们担心种群将来的稳定性。1930年自然出生率是22.6，自然死亡率是8.1。1970年前自然出生率已下降到15.5，自然死亡率上升到13.6。1972年前种群的自然增长已低于零。自然出生率是13.4，自然死亡率为14.7。相反的，煤矿县年龄金字塔，反映了激增的人口（见图9-21）。1930年的年龄金字

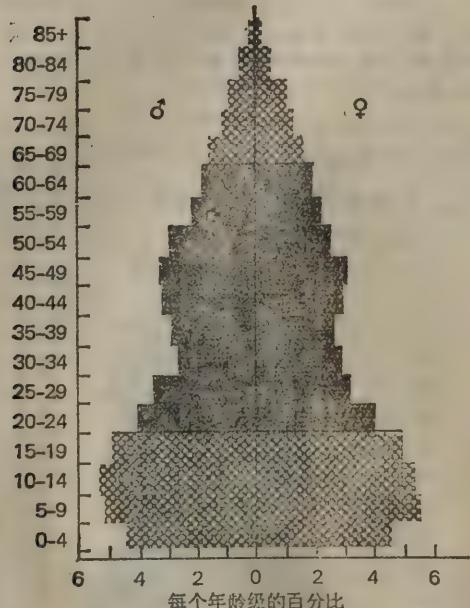


图9-18 美国(1970年)的年龄金字塔，划分依赖比率成分。金字塔显出收缩的形状。最年幼的龄级在数量上不是最大的。年龄结构的类型反映出人口出生率下降，这迟早将进一步改变年龄的结构（美国人口调查署的资料；引自 R. L. Smith, *The Ecology of Man; An Ecosystem Approach*, Harper & Row, New York, 1976）

分比下降到24.2。65岁和65岁以上的百分比从1950年的7.25增加到1970年的14.66，工作龄级从57.7%增加到61.2%。出生率的下降不是由生殖年龄级真正下降造成的。

自然出生率和自然死亡率的变化，使人们担心种群将来的稳定性。1930年自然出生率是22.6，自然死亡率是8.1。1970年前自然出生率已下降到15.5，自然死亡率上升到13.6。1972年前种群的自然增长已低于零。自然出生率是13.4，自然死亡率为14.7。

相反的，煤矿县年龄金字塔，反映了激增的人口（见图9-21）。1930年的年龄金字

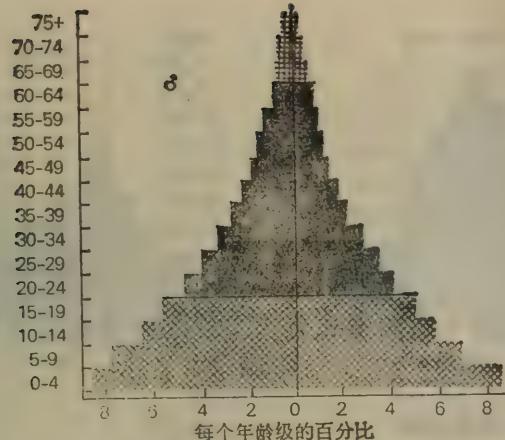


图9-19 印度（1970年）的年龄金字塔，可以看到一个迅速膨大的种群。标志年幼宽的基础，它将进入生殖阶级（资料引自联合国人口统计年鉴，1970）

塔反映了前十年大量的移入。金字塔中25—44年龄级不对称的扩大。1940年金字塔的剖面是对称的，种群的特征呈现经历了一个高出生率和一个高死亡率，从一个年龄级不时的移动进入另一个阶级，造成了这样的剖面。小年龄的阶级反映一个年轻的种群。1950年的剖面是静止的，那里是一个等边三角形，但是阶级超过65岁的在增长。

二十世纪五十年代的大量迁出在1960年的金字塔中表现出来。中间部分迅速减少，表明了15—34岁阶级大量的减员。老年阶级看去有一个明显的增加，而0—15岁阶级仅仅有一个适量的降低。例如在1940年15岁以下人口的百分比是40.81；1960年是39.94%；而65岁和65岁以上的百分比从1.99%增加到8.99%。15—64岁阶级从62.30%减少到54.42%。

1970年金字塔表现出种群进一步变老和衰退，比较老的阶级（45—65岁以上）增加，金字塔中间部分一直收缩，青年的数量降低。依赖比率在1960年是83.77；1970年这个比率已降到68.49。

尽管是一个正衰退的种群，可是出生率在煤矿县还是很高的，1940年自然出生率是35.6；1970年已降低到20.2，但1972年又增加到21.2。自然死亡率从1940年的9.8增加到1972年的12.4，自然出生率减去自然死亡率，自然增长率与1940年增长达2.58%相对比，每年可达到0.8%。生殖率在1970年仍然是很高的，为522：1000；但是比1930年的651和1960年的674数字要低。于是这个地区仍然提供相当大数量潜在的移民到其它地区。

按人口统计学的观点，在煤矿县不管出生率多高，它是一个连续衰退的种群。因为老年人的死亡，并不能为青年人的成长所接替，在达到工作年龄之前，大量的青年人便离开这个地区。两者选其一是可能的，或者这个种群能稳定在某种较小的密度，并且保持某种稳定，目前随着煤的需求的增长已在这样做；或者这个种群能走向灭亡。开发的形式和该区的历史，特别随着被开采的矿山的破坏，指向了后者的不测事件。

在植物的研究中，年龄结构是难得的，因为年龄结构的很多要求，植物不适于那种分析（见White和Harper，1970；Harper和White，1974）。1968年H. L. Kerster

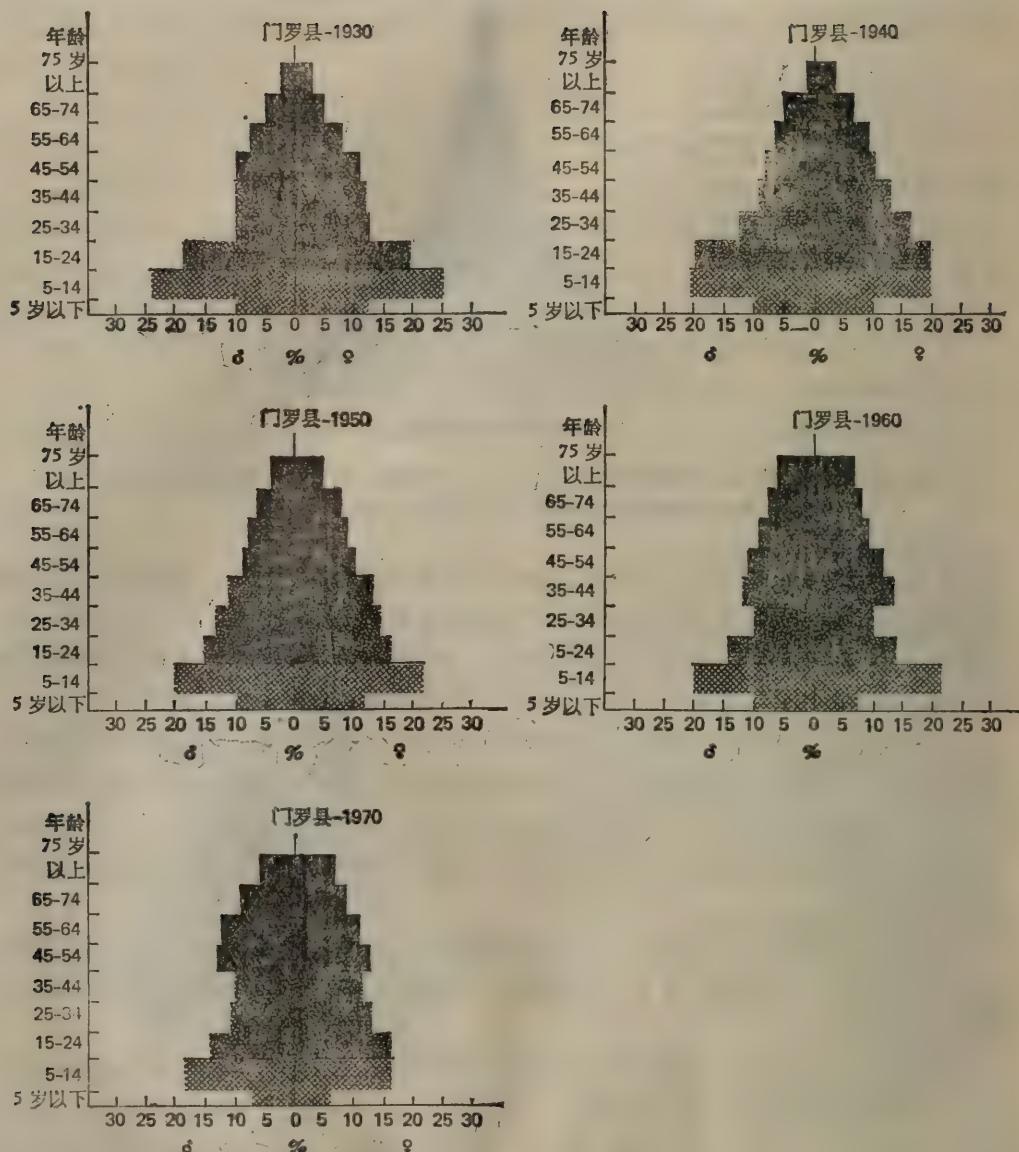


图9-20 西弗吉尼亚南方的门罗县1930—1970年间农业人口年龄金字塔，因为在美统计方法易变，人口调查署细分了在不同的人口调查期县人口的龄级，除了0—5岁龄级以外，龄级的划分是10岁龄级组代替了5岁龄级组，保留0—5岁的年龄组是为了表示出生率缓慢的变化，详见文内的描述（R.L.Smith绘制的金字塔是引用美国人口调查署的资料：引自R.L.Smith, *The Ecology of Man; An Ecosystem Approach*, Harper & Row, New York, 1976）

试图应用测量动物种群的程序于植物种群的测量。他综合整理了普列利（prairie）非禾本科植物的年龄结构，其作法是收集（毁坏性的）样方中植物的1/4，根据新切割茎秆的断面计算年轮。把植物分为两个类群，一类是莲座丛，一类是具有一个或多个穗状花序的莲座丛。于是植物可以按年龄分类，同时把非生殖个体和生殖个体区分开来。

从两个种群相对比的资料建立起来的年龄金字塔（图9-22），最大年龄可达到35

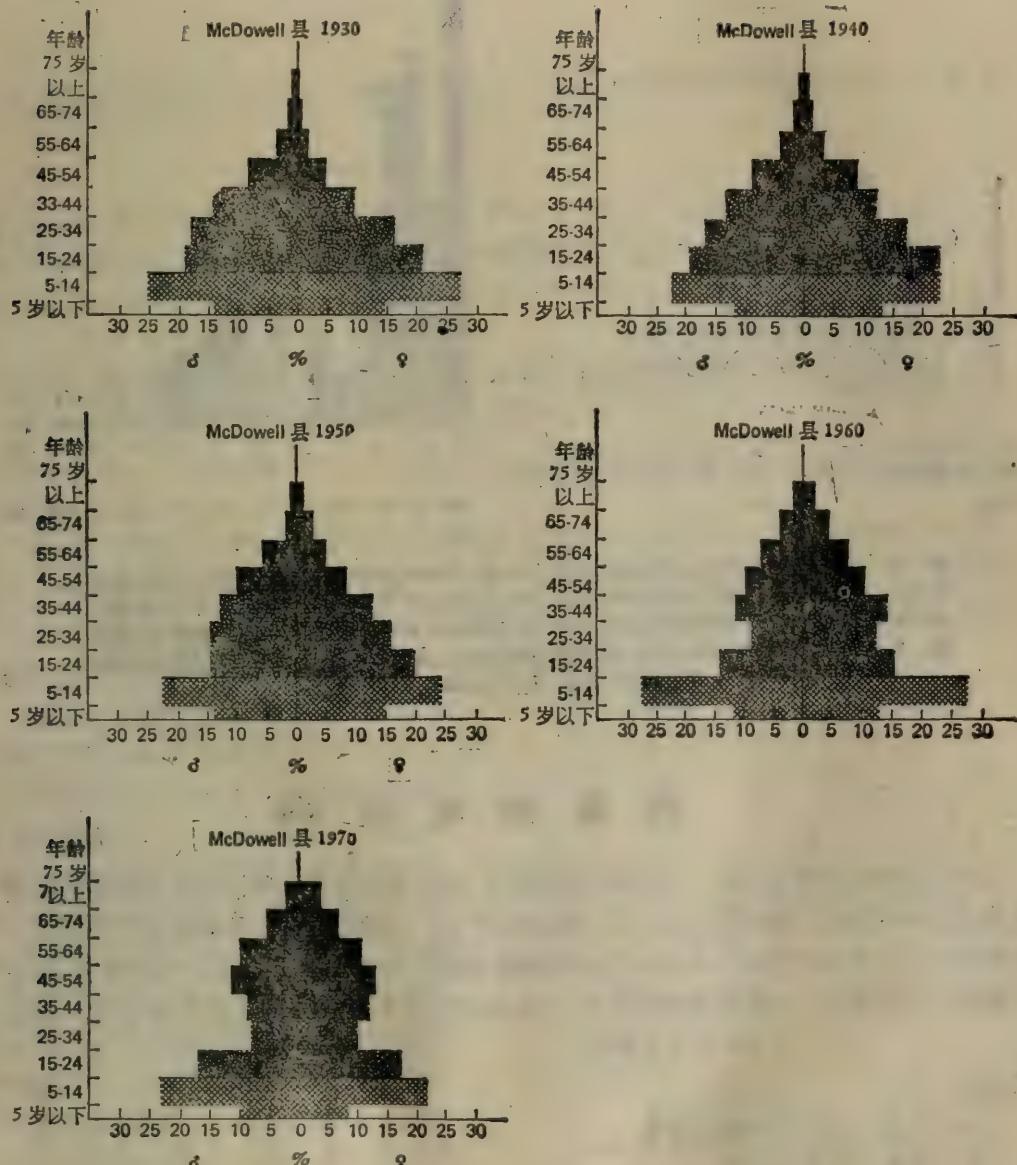


图9-21 西弗吉尼亚西南部煤矿地区麦克多韦尔(McDowell)县(1930—1970)年龄金字塔(详见本文和图9-24)(R.L.Smith绘制的金字塔是引用美国人口调查署保存的资料,引自Ecology of Man, An Ecosystem Approach, Harper & Row, New York, 1976)

年, 缺乏超过20年的植物是能够解释的。在过去, 火烧是造成热带草原死亡的主要原因, 当然也包括干旱和昆虫的侵袭。邻近年龄级大小的变化比在动物种群中发现的大, 这是由于种子发芽和实生苗存活者的变化造成的。繁殖或开始开花的年龄大约在9年, 成熟个体的生殖每隔一年是有规则的。平均世代的间隔是与有花植物的平均年龄相等的。一个种群出现了衰老和成熟, 另一种群补充了年轻的或复苏的植株。

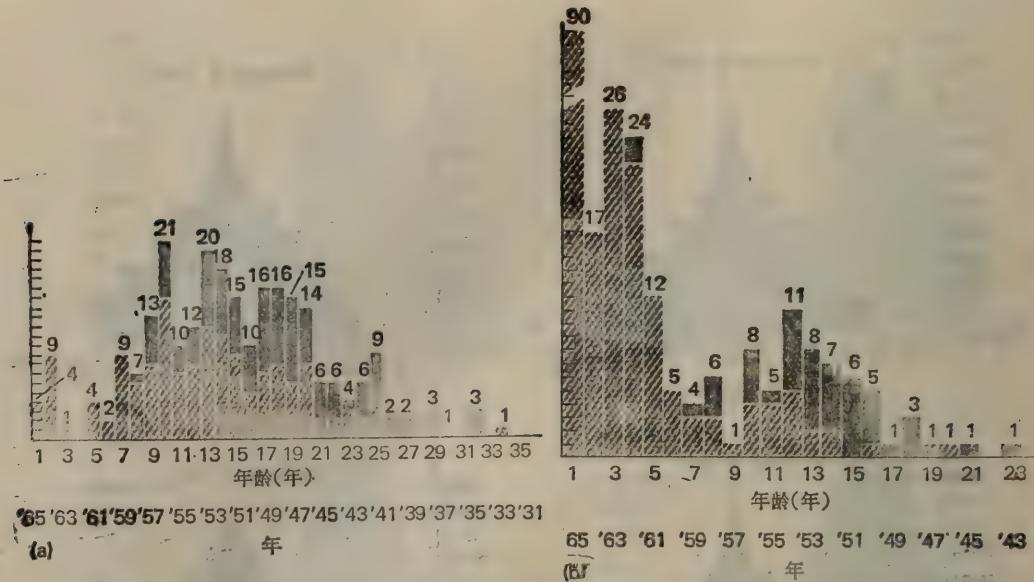


图9-22 (a) 关于*Liatris aspera*植物年龄金字塔。柱顶端的数字表示龄级的数字。柱的黑暗部分表示在采集年份、1965年植物没有开花。斜线部分表示开花的样品。幼年植物的数字较低，暗示着这个数字对于维持种群是不足的。(b) 关于*Liatris aspera*植物另一个种群的年龄金字塔。7—11龄植物的数量比较少，暗示着种群的衰退，从大量6龄级的实生苗可判断其在衰退之后最近的复苏(引自Kerster, 1968)

种 群 的 增 长

若一个种群突然出现在一个无限的环境中，如可能发生在动物被引入了适当的但又未被占领的生境时，该种群将趋向于几何级的扩大。这种情况假定种群没有迁入迁出，也没有死亡，那么仅仅是出生率就可解释种群数量的变化。在这种条件下种群的增长可模拟成复合增长，如果参考数学手册，你就会知道年复一年的增长的复合的，那么

$$A = P (1 + r)^n$$

式中：

A = 在某一定时间内新的总量

P = 原来的总量或本底

r = 以十进制小数表示增长率

n = 年代

如果一年几倍的增殖，那么

$$A = \left(1 + \frac{r}{q}\right)^{qn}$$

式中：

q 是一年间复合增长的倍数。

如果增长是连续的复合，那么 q 趋向无穷大，设 r/q 等于 x ，可表示为

$$A = P (1 + x)^{rn/x}$$

当 q 接近于无穷大， x 接近于0，以微积分的形式可表示为

$$\lim_{x \rightarrow 0} (1+x)^{1/x} = e$$

即 e 是自然对数的底，其值近似为2.7183。这样一来，如果增长是连续的复合，可表示为

$$A = Pe^{rt}$$

在种群生态学应用的符号中（早已引用），符号 A ，即某一时间 t 时刻的总量，改写成 N_t ； P 开始时的总量，改写成 N_0 ，即开始的种群数量， r 改成为增长率； t 是时间的单位。那么我们的复合增长公式（修改的生态学）将写作

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

用对数表示种群的增长，即种群复合增长的累积，变成对数的形式为：

$$\log N_t = \log N_0 + rt$$

如果 r 是正的，并且条件保持不变，指数形增长将越来越快，像复合增长那样迅速的累积。

但是，种群迁入迁出和死亡的发生是确实存在的，仅仅用出生率就不能解释种群的变化。然而由出生数字中减去死亡数，人们可以用校正的或特定年龄出生率作为种群增大的量度。那么同一个公式就可用来叙述种群的增长，该种群中已扣除了死亡的，同时种群的环境条件（全部实际意义）是不变的，而且物质过剩。

增长的比率在开始时受遗传或生活史特征的影响，例如生殖开始的年龄，生产幼体的数量、幼年个体的存活以及生殖期的长短。不考虑定居者（colonizers）最开始的年龄，在生殖前期的范围内，动物的数量将因出生而增大，而这些在较老的范围内将暂时停止。随着幼动物的成熟，更多的个体进入生殖阶段，繁殖出更多的幼动物。如果绘制动物数量时间的曲线，这些点将变成恰恰得到由公式确定的指数增长曲线（图9-23）。如果绘制随时间的机体数量的对数曲线，这些点将落到直线上（图9-23）。

一个种群可以呈指数增长，直到超过了环境的维持能力。然后种群因疾病、饥饿或者迁移的破坏而急剧的衰退。种群能够从低点恢复到经历指数增长的另一个时期；种群也可以经过衰退到绝灭；或者也可以恢复并在低于一度曾达到的高水平之间波动。“J”型曲线是一些昆虫的特征，并且也常常是引入新的和未填充环境中的鸟和哺乳动物的特征。指数增长曲线的一个例子是美国弗吉尼亚州的西南部人类人口的增长和下降（图9-24）。从1830年到1950年的增长曲线是教科书中指数增长的例子。在1950年和1960年之间人口引人注目的减少。这种衰退产生的曲线是典型的种群曲线，该曲线对环境容纳量（carrying capacity）的反应是迟钝的。面临着环境的恶化，结果种群突然停止增

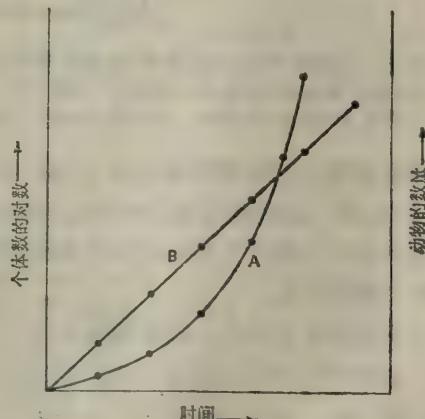


图9-23 在文中讨论的指数增长曲线

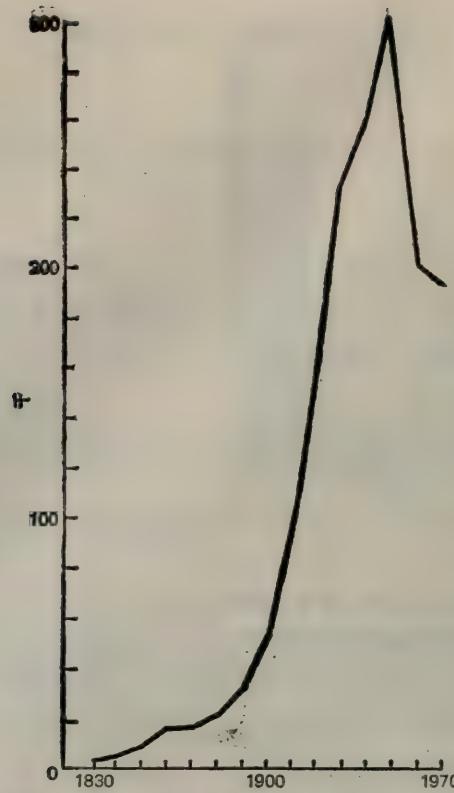


图9-24 美国弗吉尼亚西南部五个煤州的种群增长曲线。注意指数增长之后是人口的急剧下降。煤炭工业的兴起至少暂时的停止人口的下降 (R. L. Smith自美国人口调查局的资料; 引自R. L. Smith, *The Ecology of Man: An Ecosystem Approach*, Harper & Row, New York, 1976)

长并急剧衰退。这是种群增长的兴盛-衰败型。另一个突出的例子是在圣保罗岛 (St. Paul Island) 上的驯鹿 (图9-25)。1910年将驯鹿引入到圣保罗岛上, 由4头雄鹿和21头雌鹿迅速的发展成大约2000头的鹿群。由于驯鹿在牧场上过度放牧的结果, 鹿群于1950年骤然下降到8头。

环境既不是无限的, 年龄结构也不是长久保持不变; 很少有种群长期保持增长比例不变。随着种群增大, 增长引起的不利结果开始抑制种群的上升, 直到种群达到渐近水平或达到在确定的生境中能维持的最大数量的容载量。

抑制和增长率的降低可以用数学的指数方程表示, $N_t = N_0 e^{rt}$, 同时记入一些表示密度效果的变量

$$\tilde{N} = \frac{K}{1 - e^{a+rt}}$$

式中:

$$a = r/K$$

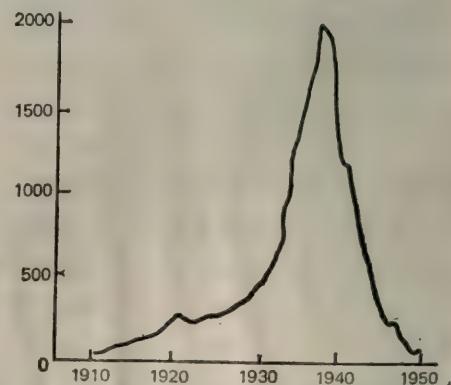


图9-25 圣保罗岛驯鹿牧群的指数增长曲线和以后它的衰退 (引自V. C. Schefer, 1951)

K代表种群数量上限或大容载量，这个方程常写作

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

表面上，方程说明种群增大的比率等于种群潜在的增长乘以还没有被利用的生境容载量部分。这个公式于1838年由法国数学家Verhulst作为有限环境中种群增长的模式发展起来的。1820年在Pearl和Reed的经典论文中，绘制了美国多年的种群增长图，配合用Verhulst方程曲线表示。自此以后，这个公式被称为Verhulst-Pearl方程。

Verhulst-Pearl方程描述了逻辑斯谛或“S”型增长曲线。初期增长的比率是低的，后来速度增加直至达到最大值（图9-26）。随着密度增大，增长比率减低，曲线上标出了转折点。当种群大小达到容载量时，则曲线变平。或者更精确的说，即 $K-N$ 接近于 0， dN/dt 也接近于 0。当 $N=K=0$ ，可以说种群达到平衡。

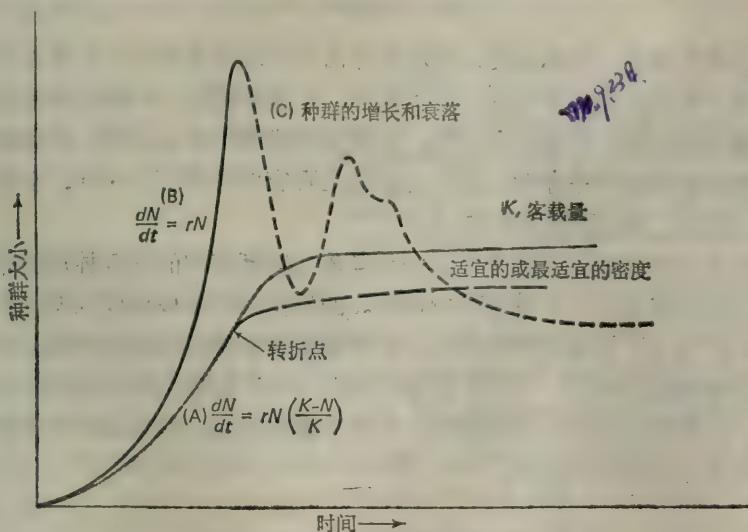


图9-26 生长曲线表现的变化。曲线A代表逻辑斯谛生长曲线，曲线在达环境容载量K时变平，虚线在弯曲的点上开始下降，表示认为是安全密度或最适密度（见文内）。曲线B至虚线是指数生长曲线，曲线C与B一起表示假设的状态是以几个白尾鹿种群为基础，其中一个小种群被引进一个空白的生境内呈指数增长，表现出恢复了指数的增长。

然后种群下降和由控制捕猎保持接近最适密度或低于最适密度水平

这个方程意味着在种群中有一个负反馈。当种群接近于环境上限（upper limit）时，它瞬时对环境的变化作出反应。在自然界中很少发生这种情况。调整常常是迟缓的，可利用的资源不能维持种群自身时，种群则下降，有些点低于容载量。代替平衡的是种群围绕K波动（讨论K的说明，见R. L. Smith, 1974, 323—324页）。

种群的波动大都是不规则的。有些种群的波动，比人们预计的偶然发生更规则。这些通常称为循环。动物种群两个最普通的摆动之间歇是3—4年，以旅鼠为代表（图9-27），山猫和雪兔为代表的是9—10年。这些周期的波动大部分被限制在简单的生态系统中，例如北方的针叶林和苔原。

种群波动的周期性或不规则是以某些统计的参数为特征的。Meslow和Keith (1968) 注意到雪兔的种群数量由最高峰经过衰退到最低点并复苏到初期阶段。确切地说衰退在

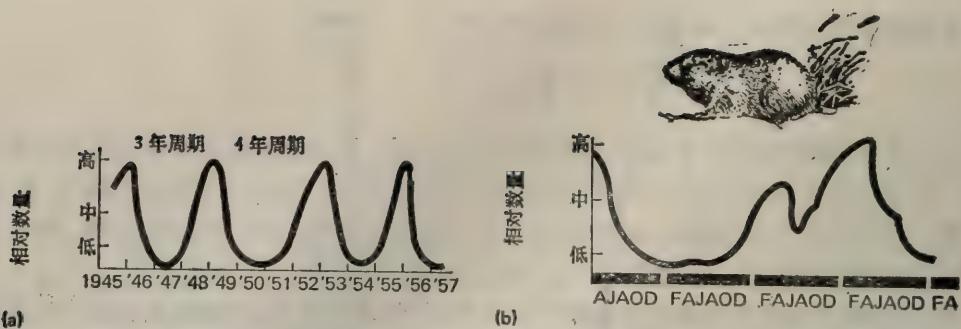


图9-27 (a) 在阿拉斯加古墓附近的褐色旅鼠 3—4 年为一周期的归纳的总曲线。(b) 在短生活周期中单独一个摆动的归纳的总曲线, 表示从属的波动。D (12月); O (10月); J (7月); A (4月) (引自F.Pitelka "Some Characteristics of Microtine Cydes in the Arctic". 18 th Annual Biology Colloquium, Oregon State College, Corvallis, 1957)

种群高峰时就开始了, 衰退首先以青幼年存活者的衰退为特征, 其次是以成年的存活者的衰退和每个雌性出生率数量的下降为特征。生殖率减低, 同时年龄结构变成具有老年个体的头重脚轻状态。在向上摆动时, 生殖率和成年存活者加倍, 幼年存活者增加。衰退和上涨的临界是幼年幸存者。相似的参数是野家鼠种群 (Delong, 1966) 和草甸鼠种群 (Krebs等, 1971) 所共有的。

逻辑斯谛生长曲线与它的全部波动是释放在新环境中的许多种群的共性。左侧未受干扰的, 曲线将表现出一个爆发式的摆动。曲线由四个阶段组成 (Caughley, 1970) (图9-28): (1) 初期的增长阶段, 在种群定居和到达最初高峰之间的时期; (2) 高峰种群开始稳定的时期; (3) 衰退阶段; (4) 衰退后期, 在该阶段中, 种群调整到低水平。当种群不是向上就是向下, 约等于渐近线时, 增长离开逻辑斯谛曲线, 同时在稍低于或高于上限之间波动。

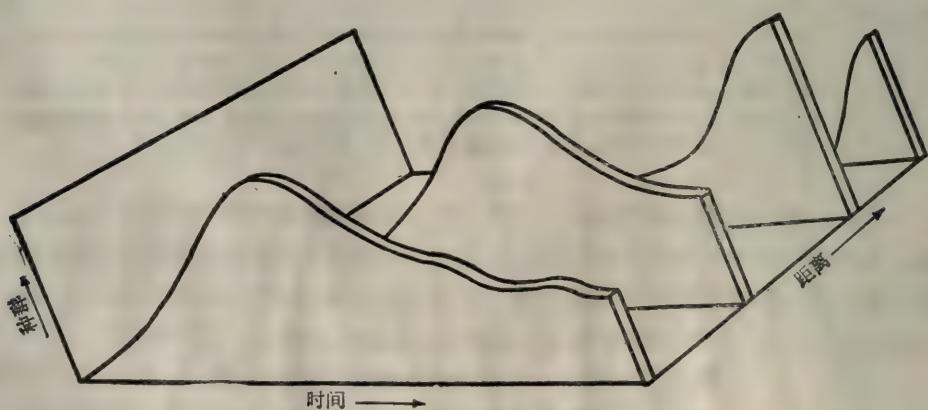


图9-28 释放在未被占用的生境中, 食草有蹄类种群增长的模式, 最左侧的曲线表示种群增长显著的波动。衰退和次衰退稳定在开始移植的点上。最右侧曲线表示在传播前种群增长的阶段。两个曲线之间说明在两个连续的前部生长的状态。种群在一个前部是密度的高峰; 种群在下一个增高的前部指数增长期, 种群在增大之前已经定居下来 (自Caughley修改, 1970, 摘自Riney, 1968)

西弗吉尼亚东南部农业县的种群增长曲线是“C”型或“S”型的(图9-29)。在1900年时种群大约达到13000接近渐近线(K)，并围绕该水平波动。种群的一次下降发生在1930年，接着恢复。第二次衰退发生在五十年代，即是人口大量迁移出西弗吉尼亚的时间。在1960和1970年之间，种群在较低水平上显示出相对稳定的迹象。

植物增长的比率与动物增长的比率不同是必然的。增长比率 r 分两部分，一部分属于种子的生产，另一部分应当是表示无性系扩大的植株增长比例。植物种群增长的比例很少是连续不断的。用种群增长的正式方程表示增长比率的例子是藻类和浮萍(*Lemna spp.*)。其它植物种群的生长大部分呈脉冲性，发生在植物生活周期中，部分地受周期性的种子生产所控制。一些种群在一个地方可以占优势，直到偶然事件发生，例如火灾和收割消灭了该种群，才允许另一种群的生长。

Harper和White(1974)指出，在种群中植物的数量N和植物的重量W，包括它们全部的亚单位之间存在着密切的关系。当密度N高时，存活者的增长和植物个体的死亡率之间存在着一定关系。随着死亡率的增加，植物的生长会增加。这个观察得出了几点关于植物种群增长的结论：(1)个体死亡率与种群密度的压力有关(见239页)。(2)存活者的增长与种群中植株死亡率有关。(3)在以密度压力为特征的种群中体现为少数个体的更多生长和重量。作为结果在相同年龄个体的种群中，植物大小的等级产生相当少的优势种和大量受抑制个体。(4)死亡率随着时间变化保持恒定。(5)从属密度的植株的死亡率是以亚种群的死亡作为先导，例如较低的枝和叶。

当用增长曲线表示的增长率或种群增长在最大限度时，此限度既不是太多的个体也不是太少的个体。当种群衰退到低于或超过这一点，则增长的比率下降。增长稀少与增长比率的降低联系在一起。种群可以变成那样低的以至于增长比率，即 r 变成负数，种群减少到灭亡。母松鸡是最好的例子。从前它在新英格兰是很多的，这种东方的草原松鸡是由于过度的追捕而向东被驱赶到马沙(Martha)的葡萄园，离开马萨诸塞州海岸并到新泽西州的泥炭地。1880年马沙葡萄园的松鸡是有限的。1890年种群总计达到200只鸟，1917年调查统计保护区的鸟增加到2000只。但是，冬季的火、大风、寒冷的气候和苍鹰的过度捕猎使种群减少到50只。1920年鸟的数量才稍有上升，然后在1925年衰退以至于灭亡。最后在1932年鸟全部死亡。

稀疏种群的衰退有几个原因。当只有少数动物存在时，在同一个生殖条件下，生殖期的雌鸟可能遇到雄鸟的机会小。许多雌鸟未受精，减少了平均生产力。一个小种群面临着死亡率增加的境地。动物数量越少，个体死于追捕的机会可能较大。

另一方面，过密的种群，常常因为个体之间的竞争而减少增长的比率。这就导致了

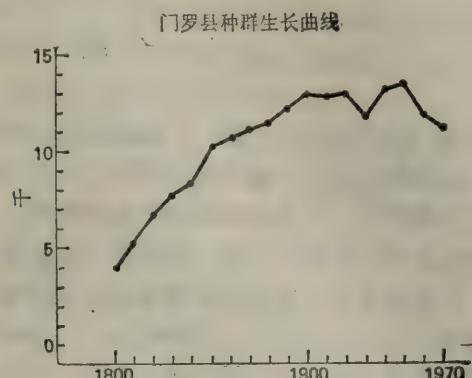


图9-29 西弗吉尼亚州门罗县种群增长曲线。这个增长曲线接近逻辑斯谛曲线。门罗县是农业县，大量的土地分散在小的自耕农中(自R.L.Smith, *The Ecology of Man: An Ecosystem Approach*, 2nd ed., Harper & Row, New York, 1976)

死亡比率的增加；贫乏的生殖，异常的母性行为，在幼小动物中增加了死亡的比率；由于血糖和肝糖水平的下降，表现了生理混乱。疾病和寄生虫迅速扩大到整个密集的种群，其种群数量常常显著地减少。

绝 灭

绝灭 (extinction) 是一个自然过程。在整个地球历史的几百万年中，已经出现的种和已经绝灭的种在冲积岩中的动物化石和足印是它们存在的记录。一些动物，如恐龙不能适应地质的、气候和生物的变化而绝灭。另一些动物，在选择的压力下，在亲本种族绝灭时分化出新种。还有一些种经不起竞争和相关新种，如人类掠夺的压力。

一些动物生命大量的绝灭是发生在更新世，那时的种，例如长毛象、大鹿、乳齿象和大树懒从地球上消失了。第四纪的一些研究者确信，由于气候的变化造成了冰川的前进和退却是绝灭的原因。另一些人主张，一些大动物的大量消失是由于更新世人们过量捕杀造成的。特别是在北美，11550和10000年以前，人类种群袭击了整个南北美洲（见图2-7）（Martin, 1973）。

不知是否是人类的作用，灭亡继续到今天加速进行。自从公元1600年以来发生了最大量的灭亡。由于人类通过改变和破坏生境，引进肉食动物和寄生虫，肉食动物和灾害的控制，同一资源的竞争和守猎等引起的灭亡大大超过了75%（见Smith, 1976, pp. 218—233; Smith, 1977）。

当人们考虑到灭亡的时候，总是把这个过程看作同时发生超过一个种的整个范围。但是灭亡的过程不采取上述的形式。当条件的恶化以致于使植物和动物在一定区域内消失的时候，引起从孤立的局部开始灭亡。最终，一个局部的灭亡增加到其余的总合之中，一直到零为止。

今天灭亡的最重要原因是生境的改变，这个改变是局部的现象。采伐和清除森林、湿地的排水和填充、草地转变为耕地、公路的修筑和工业的复杂化，城市化和亚城市化都大大的减少了许多种类适宜的生境。当生境遭破坏时，一些珍奇的植物被消灭了，而动物不是适应于条件的变化就是离开该区寻找新的地方定居。由于生境迅速的破坏，没有为种类生存而适应变化了的条件的进化时间。被迫使其离开，这些逐出者通常寻找其余被占领的生境，并面临着与它们同类或其它一些种类的竞争。由于边缘生境的限制，动物可能暂时成为不繁殖种群的成员，或死亡被食或饥饿。当生境变成越来越多的片断时，种被割裂成孤立的小种群或种群“岛”（islands），失去了本种群与另一些种群的联系。因此，孤立种群的遗传变异减少了，该种群的组成成员很少，能适应环境的变化。当地种群的维持，常常很大程度上依靠新个体的迁入。由于当地种群或种群“岛”之间距离增大和当地种群的大小减退，当地种群的继续存在就更不稳定了。当种群下降至最低水平K时，当地种群只要经过轻微波动就可以绝灭。（详细讨论在孤岛种群和绝灭一节中，见 MacArthur 和 Wilson, 1967; MacArthur, 1972; Willis, 1974; Terborgh, 1974。）

世界人口的增长

世界人口的增长是指数的增长（图 9-30）。开始在不很长的时间内，世界净人口的增长是很慢的。开始人口增长率低，可能是因为人类的历史有一段长期以捕猎群聚为生的关系。人类仅仅依靠自然生态系统所提供的食物，受有效能量来源的限制。他们居住在那样的条件下，占居着具有较低的容载量的环境。最后农业的发展，使人类有能力利用新的资源，对其余的资源进行更有效的利用，实际上提高了人类生活环境的容载量。人口稳定的增长，多半是从一千六百万零六千年前到一亿一千三百万零二百年前开始的。人们在都市里群居习性的发展，促进了疾病的蔓延和传染病的爆发。人类种群经历了局部环境的恶化，如水和空气的污染以及局部食物的不足。疾病、污染和饥饿的联合，使世界人口一直保持在局部增长和整个地球总衰退的较低水平上。大约在 300 年前，欧洲工业革命的到来，接着是医药革命，促进了农业和食品的贮藏，改进了运输，殖民者发现新的有用土地。全部结果提高了地球的容载量， K 值上升，在提供的“无限环境”（unlimited environment）中人类的种群得到发展。增长的比率加速并一直保持这个高速度。世界人口增长的比率每年大约为 2%，有些地区每年增长 4%。

今天有限的地球上到处都有人，直到目前人们还在寻求提高容载量的途径。而若容载量提高了，居民就有占满它的方法。因此，地球容载量提高时，人口数量也增大。因为地球像生物有机体的局部环境一样是有限的，它所能维持的人口数量也是有限的。问题是：是否人类把本身种群的增长停止在地球能够维持他们的水平上。或者经历导致草食动物进入新的环境的同样的灾难和灾难性的衰退。

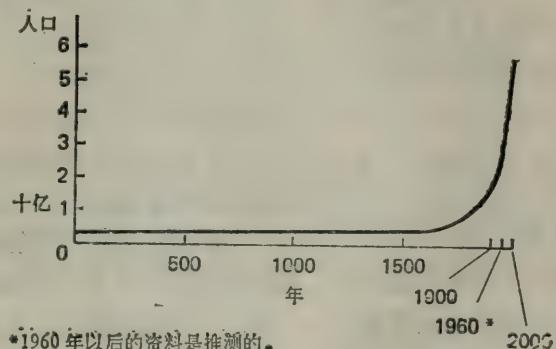


图 9-30 世界人口仅在本世纪达到的增长指数

(unlimited environment) 中人类的种群得到发展。增长的比率加速并一直保持这个高速度。世界人口增长的比率每年大

约 2%，有些地区每年增长 4%。

种 群 的 调 节

引 言

正如在上段指出的那样，种群并不是无限制的增长。其增长迟早要慢慢下降甚至停止。使种群增长减慢和使种群与其资源和环境达到一种什么样的稳定和平衡，这可能是某些内在或外在因素影响的结果，或者是两者相互作用的结果。种群基本有三种选择：

（1）一旦它达到某一密度水平或平衡点，种群可以趋向保留在这里，在高限或低限之间波动。在这种情况下种群可以达到一些稳定。（2）种群可以不管平衡的大小，广泛的波动。这样的种群受一些外界强力和内在压力的影响，例如，能对稳定种群水平有任

何微小妨碍的气候。（3）种群能够在高低点之间摆动。大部种群的水平很可能是前两点与种间关系一起相互作用的结果（见第10章）。

密度制约（density dependence）与非密度制约（density independence）的概念，包含在内在特殊性的种群调节之中。假如一些影响作用到种群个体和种群密度的比例时，即是密度制约。当种群密度增大时，大部分受影响。当种群密度减小时，受影响的部分较小。密度制约机制起作用大部分是由于环境不足和种群的个体之间为那些资源的竞争。如果某些影响的结果没有使种群的密度发生相应的变化，也就是个体种群所受的影响在任何密度时都相同，那么这种影响就是非密度制约，最经常的非密度制约的影响与气候联系在一起。

十年前或更早期，一些生态学家对影响种群的密度制约和非密度制约的相对重要性在观点上存在很多分歧。导致不同观点的争论主要是语义方面的。现在多数生态学家认为有机体的数量是由生物调节机制和生物环境相互作用决定的，例如，Slobodkin 和 Saunders(1969) 提出环境的苛刻和种群的不稳定程度。种群的稳定和环境的稳定是有关系的。在稳定的环境中选择的种。有综合而固定的习性，高度的特化，低的内在增长比率，竞争减少种群的多样性。在这种情况下，种对种间的竞争的反应比对环境变化的反应更敏感。在环境中任何一个明显的变化很可能是突然的。在不稳定的环境中选择的种有一般而易变的习性，高的内在增长比率，较少的特化，较少的种的多样性以及更好的适应变化着的环境条件。在这个理论基础上，Watt(1973) 提出种的相对敏感性是由它的种群如何控制所决定的。某一特定种群的波动是气候重大波动和种对环境波动敏感相互作用的结果。如果气候的波动仅仅是少量的，那么种对气候敏感的波动是受密度制约机制所调节。种对环境波动越敏感，密度制约的机制越重要。

密 度 制 约 机 制

种内竞争——食物

因为能量的来源对于维持一个种群是最基本的，食物的供给、直接或间接的、独立的或涉及其它的有限资源，都以某种方式在控制种群上起着作用。

Nicholson 在包括羊毛绿蝇 (*Lucilia caprina*) 长期的实验中，证明了一个种群中种内竞争的影响。尽管实验的种群缺少在自然界期望找到的所有复杂的相互作用，但这个工作表明了种内竞争的作用可以或可能发生。

Nicholson 在这个实验中，每日用定量牛肝再加入大量的糖喂培养的大绿头苍蝇成虫和幼虫，并给成虫以水。当成虫种群很大时，绿头苍蝇产大量的卵，结果幼虫在孵化之前就已食光全部食物。结果这个时期产的卵没有留下成体的后代。通过自然死亡，成虫的数量逐渐下降并产少量的卵。最后幼虫激烈竞争，以致使种群减少到一些幼虫保证得到充足食物而生长到孵化期大小的程度。这些幼虫依次达到产卵的成虫——大约两周发育期之后。同时种群不断衰退，此外减少幼虫激烈的竞争，而且活着的幼虫数字增大。最后成虫再升到很高水平，整个过程又重新开始（图 9-31）。

受食物限制的竞争保持绿头苍蝇种群处于稳定状态，防止了无止境的增大和减小。但是延长时间，包括增加产卵成虫和通过幼虫存活的方式促使衰退的种群在平衡位置的

上下交错，以便引起了种群密度的波动。

在第二个实验中，Nicholson供给成虫以过剩的适宜的食物，食物不适用于幼虫。因此，由成虫产大量的卵，幼虫竞争激烈，最后成虫密度减少，在某种意义上可与第一个实验作比较（图9-32）。

在另一个变化中供给幼虫过剩的食物，每天给成虫固定不变的蛋白食物。成虫种群再一次波动。成虫的产卵量高，由于不存在幼虫竞争，几乎全部的卵都发育为成虫。成虫由于食物总量的限制而竞争激烈。缺少产卵所需的充足蛋白质，成虫产卵是比较少，没有后代补充，成虫种群缩小。竞争逐渐缓和，直到一些苍蝇能得到产卵需要的充足食物这一点上。延续两周后成虫种群再一次增大。

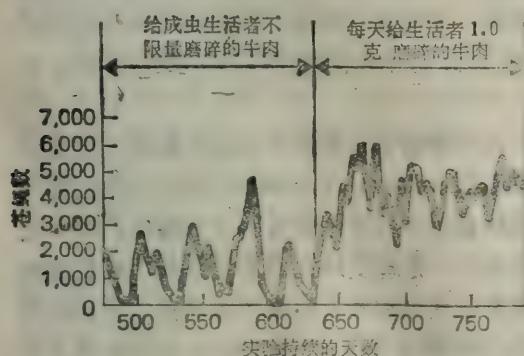


图 9-32 波动的产生是由于供羊毛绿头苍蝇成虫磨碎的牛肉，每日限于1.0克。给一个受幼虫竞争所限制的种群每日大量的食物50克牛肉一个时期后（重绘自Nicholson, 1957, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 158）

每个竞争者得到一点食物，这不可能生存和参与维持种群。争夺式的竞争倾向在种群中产生的强烈摆动，和那些由环境影响引起的不同。它使种群平均密度大大下降，如果没有浪费的话，食物的供给将能够维持那个种群的水平。

和竞争的“争夺”型相对照的是“斗争”型（contest），该类型中每个获胜的个体要求供给维持自身和生殖所必须的充足食物。所以失败的个体不准许接近获胜者的食物和空间，食物空间缺乏的有害结果只限于种群的小部分成员中。这即消除或大大减少食物的浪费，保证维持较大的种群密度，并在数量上防止了强烈的波动。

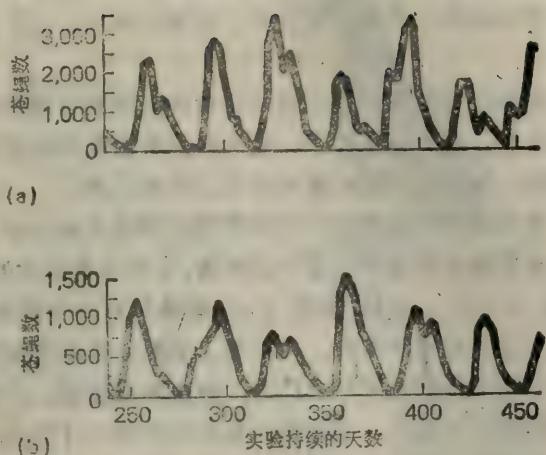


图 9-31 羊毛绿蝇 (*Lucilia caprina*) 成虫在培养项目不变条件下其数量的波动，但是每日食物量不同：

(a) 组每日50克，(b) 组每日25克（经允许重绘自Nicholson, 1957, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 156）

从Nicholson的这些实验结果判断

如果幼虫和成虫各自竞争，而对方得不到有限食物的时候，大的波动将会减少，这个假定被实验所证实。在上述条件下，不仅波动轻微，而且失去周期性，并意味着种群几乎增长到四倍。

在这些竞争的情况下，幼虫和成虫寻找食物供给它们的比例不受苍蝇活动的影响。实际上可把资源，即可利用的食物分成许多小部分，竞争者即幼虫和成虫——苍蝇可以普遍的接近这些部分。个体为“争夺”（scrambled）食物，在挤满的情况下就导致了浪费。每

在绿头苍蝇的实验中，食物是直接限制因素，食物的适用性对种群的增长和大小有显著的影响。种群的反应是以饥饿或缺少生殖所必须的营养带来的突然波动为其特征。

在实验室的情况下不难估价食物在限制种群的增长和大小方面的作用，在那里变量能被控制。在自然条件下，做这样的实验是非常困难的，在这里食物可以与其它限制因素互补，直接或间接的影响生殖力和死亡率。

用梧桐树叶韧皮部的汁液喂饲山核桃长痣大蚜 (*Longistigma caryae*)。若喂给蚜虫含氨基氮多的嫩叶和老叶的汁液，它将发育成大的、重的、产卵率高的成虫 (Dixon, 1966, 1970)。这就导致了在春季和秋季种群的增大，因为蚜虫不需移动，它们互不干涉并能忍受大密度。在夏季，成熟叶含氨基氮低并且是唯一的食物来源时，由于食物的限制与种群密度相互作用，蚜虫种群衰退，只有在种群密度小到能防止个体互相干扰和抑制个体运动，或到新的食物来源地时才能在夏天继续生殖。个体在夏季密集的种群中互相是如此的干扰以致于减少了生殖。环境条件，如温度、太阳辐射热和风的互相作用更为复杂，这些条件能够减少了许多适合作为蚜虫的生活环境的美国梧桐树叶子。这种限制食物资源的有效性，也存在于资源非常丰富的环境。其它的例子如骡子、白尾鹿和其它有蹄类 (Klein, 1970; Caughley, 1969) 和雪脚兔 (Keith, 1974)。

行为

可以用种内竞争表示在动物社群行为 (social behavior) 中同种个体间能忍受和不能忍受的程度。社群行为看来似乎是一种机制，它能通过限制在特殊的生境中生存的动物数量来调节种群，使其接近食物的供应能力保证生殖活动，把过剩的排斥在外 (Wynne-Edwards, 1962, 1965)。

许多动物中存在一种联合在一起的趋势，如羊群畜群、鱼群或松散的集群。许多这样的动物群，特别是在脊椎动物中，存在社群组织 (Social organization) 的某种方式是在种内侵占性和不能忍受以及一个个体的优势超过另一个体的基础上形成的。两个相反的在起作用，一个是互相吸引，同时动物表现出一定程度的社群不忍让性，即对拥挤的反作用。每一个个体在群体中所占有的位置是以优势和较少屈服性为基础。在形成最简单的群体中包括 α 个体的优势超过其它个体， β 个体在除了 α 个体外的全部个体中占优势；最后一个个体属全部个体中的从属个体。社群等级是由斗争、威胁以及使任何一对个体之间初期遇到的威胁或遇到的一系列威胁确定的。一旦建立了社群等级，就由低位置上那些从属的习性所维持，威胁的增加和偶然惩罚那些比较高的等级。这样的组织通过确定定形种间斗争关系，用最小限度的斗争解决争论和必然的能量的浪费来保证社群的协调。

集群的更复杂形式是领域性 (territoriality)，即个体动物保卫独占区，这个区不与对方共享 (图9-33)。这种防卫包括一定行为的方式，并引起逃离和避开对手。因此，领域的个体或多或少的倾向于规律性分布的形式。

领域性和社群等级代表了同一优势度基本图式的程度。两者之间难以划出明显的界限。行为梯度的存在从没有社群组织的一端到有集群领域的另一端。在一种环境条件下，例如总空间、种群密度和一年的季节，种可能有大的领域；而在另一条件下领域

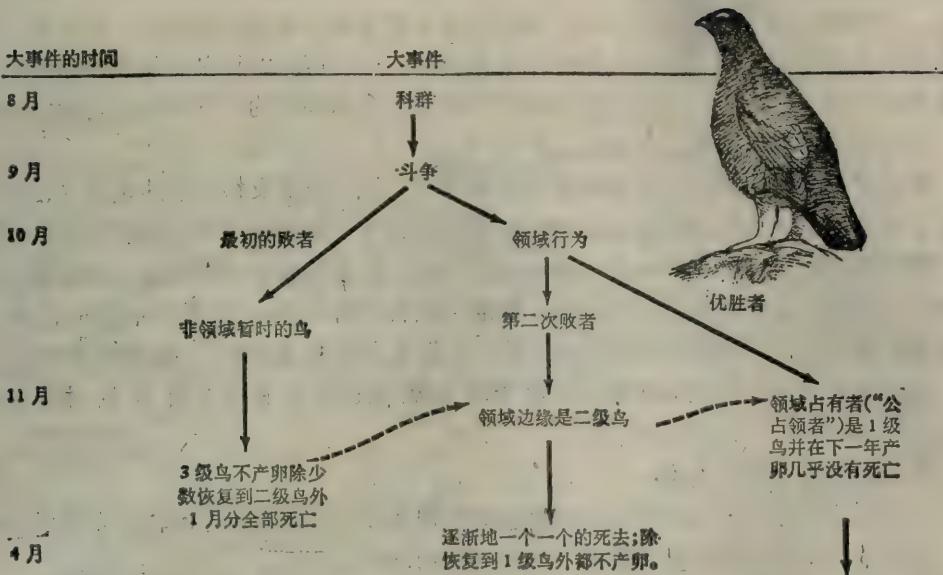


图9-33 领域性和社群性行为在红鸡种群中作为种群控制的机制。初冬的鸟分为三级，仅其中的一级在第二年春季产卵。排除了其余两级，一般情况下，一年的产卵量(Success)与前一年的产卵量成反比。前一年的产卵量愈多当年的产卵量越少。因此，产卵量、种群大小受到领域行为的控制(引自Watson和Moss, in *Behavior and Environment*, A.H.Esser, ed., New York: Plenum Publ.Corp., 1971)

可能消失而成为社群性等级。

例如蜻蜓 (*Leucorrhini orubicunda*)，像其它蜻蜓一样，长时间保持水池边的领域。当种群的密度较小时，个体间的距离是3—7米，分离和互相侵占是经常发生的。在种群密的情况下，个体的空间距离少于1.5米，领域缩小。随着密度的增加，领域的保护水平和归属的地点减少。因此，领域可被认为是优势等级的空间组织，在该等级中个体在它本身的活动领域或中心上保持最高的地位。

社群性行为和种群 如果社群性行为以密度制约的方式限制种群，那么人们必须说明以下几点：（1）由过剩动物的组成种群的相当部分不能繁殖，原因是它们不是死就是繁殖失败；（2）优势个体和占领个体阻止个体生育；（3）如果优势个体迁移，那么非生育个体能繁殖；（4）正在生育的动物不完全利用有用的食物和空间 (Watson 和 Moss, 1970)。

Robert Carrick (1968, 1972) 长期研究澳大利亚黑背钟鹊 (*Gymnorhina tibicen*) 已证明了领域性如何调节种群。这种鸟属澳大利亚-巴布亚钟鹊科 (Cracticidae) 的成员，在澳大利亚有稳定的生活环境的大部分地区都有分布，典型的生境是开阔的具有松散从生红桉 (*Eucalyptus blakeleyi*) 的热带稀树草原林(savanna woodland)。鹊雀吃多种多样的土壤无脊椎动物，主要捕捉取食区和稀疏林地表面的无脊椎动物。水对于饮用和洗澡不是必须的，但树的隐蔽对产卵的成功和提高个体的存活是必须的，它提供了平安的免遭捕食和食物多样性的场所。

鹊雀是区域性的，在成对和一小群的成年鹊雀中，优势的雄性在整个生存期内起着保卫领地的作用。群的大小是由雄性的侵占性和雌性的数量所决定的。群的功能是有能

力齐心协力的防御，社群性是从群的成员中和每对之间形成。然而产卵季节活动的领域增大。产卵期可由7月延迟到10月，领域的竞争受鸟类生理状态的制约。甚至阉割的雄鸟将多年保留领域。雄鸟防御占领地是用进攻性的鸟鸣声。这种鸟能从邻近鸟群中辨别外来者的声音。实际上，这样特殊的禽鸣声是每个个体都有的，某领域成功的除掉领主后，用录音带的鸟鸣声进行了防御。

鹊雀把开阔的热带稀树草原林分为各种大小、不同质量及持久性的领域（9-34）。在为了食物独占和长久利用取食区和开阔地方以及为了隐蔽和产卵而对邻近的林木方面存在着激烈的竞争。因为林地是凸凹不平的分布，从繁殖成功方面来说，领域等级由最适宜和长久的、比开阔地有较多的树，至缺少栖息地暂时的、仅提供食物的区域。在最适宜的环境中领域的界限是明显确定的，尽管竞争压力最小时，领域的界线不太明确。松散鸟群的鸟，在开阔地确定取食领域和栖息在不适宜作为领域的密林中失败了。

鹊雀的领域有四个类型：

1. 永久的领域，这样的领域上有足够的开阔地和足够维持生存的树木以及成功的产卵，每两个成熟的雌鸟，平均生产一个能飞的幼鸟。
2. 边缘领域是由永久领域压缩成的较小区域。这些领域可能有树，但只有一点或少量的取食区，或者它们可能有少量树或矮树或灌丛的大取食区。平均繁殖力是每11个雌鸟中有一个能飞的幼鸟。
3. 流动集群的占领地，在外取食区之间包含有较小的树林。这些鸟产卵失败了。
4. 保护无树木的取食区的活动集群，这种集群随成功而变化。这些鸟不能期望产卵并占据公共的栖息地。它们白天保卫着取食区，夜间保卫着不同的栖息地。

关于非常低的社群性级是由非区域性鸟组成的群，这些鸟恰像区域性鸟一样为食物而竞争。它们与活动群的差别，仅仅在于后者有限定取食区的界线，它们向取食区提出要求。

在集群里存在性的级别，性的级别由侵占型的鸟鸣声和追捕所确定的。这种行为导致鸟的空隙大约有10码远。就鹊雀而言，这样的领域行为给予种群大量的稳定性。Carrick在十年多的时间里发现在他的研究区上，同一个地方实际上每年在永久地上保持有34—39个永久群。活动群、流动群、外部边缘群所占据的地方鸟群一年一年的变化着。

在澳大利亚的黑背钟鹊领域出现过剩的成熟成年鸟，由于缺少适宜的地方而不能产卵。非社群行为拒绝永久占领地的大部分种群过多的占据树林。食物的空间分布和产卵隐蔽地外部环境决定了澳大利亚黑背钟鹊作为非产卵者能够存活。当总摄入的食物在种群中足以维持每一个鹊雀时，不平均分布引起雌雄间的侵占性，这一点导致了从属种群的饥饿。然而种间的不忍耐行为限制了产卵种群的大小和繁殖力，并且由于疾病、被捕食和营养不良造成非产卵鸟的死亡。整个种群的大小由从属鸟、幼鸟和比较年幼非产卵的数量决定，非产卵鸟受到资源季节限制。雌雄之间侵占性的高度进化和社群性集群稳定在鹊雀中间占有的土地系统。这种稳定是由于集群在比较多地方保护全部基本资源比在一个地区保护足够的资源更有能力所造成的。领域大小的上限是由集群能够防御的界限来确定的。



图9-34 Carrick研究区一部分的雀雀领域。大多数领域被永久群占领。表现了边缘区的两个类型。左侧上部为一个缺少足够覆盖的区，右侧底部为一个缺少足够取食区和开阔区。小箭头表示那里有流动群欲夺巢穴。大区域表示在某一冬季有成群的鸟产卵的领域（摘自Carrick, 1963）

无领域的社群等级怎样减少产卵对的数量是更难回答的。有些种显示了社群等级，如大角鹿和鹿，是一夫多妻制；当雄性仅仅是较小的部分时，引起产仔，没有证据说明雌性从产仔的种群中排除。在有些种中是有证据的，例如狼就是这样，狼生活在合作追捕的小群中。狼群是由优势雄性、优势雌性、从属的雄性和雌性、外围的雄性和雌性及幼狼组成的（Woolpy, 1968）。狼群的全体成员都遵从于雄性首领；它是社群的焦点和领域的主要保卫者。雄性首领支配着全部雌性和几乎所有的雄性以及控制着狼群剩余雌性的关系。雄性首领和雌性以及次要雄性和雌性组成狼群的核心。外围雄性和雌性置身于核心之外。社群的关系严格的限制能育者的交配，优势雄性相当成功的阻止次要雌性与其它雄性的交配。此外，雄性也还表现了对某些雌性的偏爱。被全部雌性所喜爱的优势雄性，实际上它自己喜欢外围雌性，而优势雌性限制它与外围雌性交配。能育者的交配常常发生在雄性首领和雌性首领之间。这种行为的发生严格限制了交配的习性和有效的限制了幼狼的数量。大多数狼群仅有少量的幼狼，并由许多成年狼一起合作抚养。因此，在捕获物足够供给的情况下，狼的最适宜密度是每平方英里1—10个，受限制的产仔，限制了种群的大小，在狼群受严重的迫害区域，社群性限制被瓦解。出生率增高，几乎全部成熟雌性每季均繁殖小狼（Rausch, 1967）。

巢域 (Home range)。 在一年中某段时间，领域性特别涉及到防御区。与领域不同的是巢域，巢域最好称为活动范围，在这块土地上动物正常的徘徊，常常不必涉及侵占行为。在一些种中巢域和领域是同一的。而另一些种中仅部分地或核心区有防御，或

在整个区域上都没有防御。两性可以有相同的或不同的巢域（图9-35），也可以有部分重叠。雄性的巢域可以包围几个雌性的巢域。



图9-35 在爱达荷州观察标记动物确定的雄性和雌性山狮子的巢域 (Hornocker, 1969)。记录了适当的重叠

巢域或活动范围是极易变动的，甚至在种的内部和个体中也是如此。在它的利用、大小和稳定性方面很少是固定不变的。巢域可以是密集的和连续不断的，或者也可以是或多或少成为小路接通的不连续的部分。空间的不规则以及食物和隐蔽所的暂时分布，在巢域和逗留的频率方面产生了相应的不规则。动物不是每天必须在每一部分逗留。

巢域的整个大小，部分地受食物资源以及收集食物的方法和新陈代谢需要的影响 (McNab, 1963; Schoener, 1968)。保证追捕所需要的肉食性动物的巢域比草食性动物的巢域要大。食物供给愈集中，其巢域愈小。山狮子的巢域表现出固定不变的游动状态，这是由于供给它们食物如黑尾鹿和大角鹿的位置决定的 (Hornocker, 1970)。山狮子活动中心和巢域的变化随着食物的供给、季节、其年龄、性别以及种内和种间的竞争而变化。

在个体中进攻行为的等级限制了巢域的大小。优势个体可以占据着比较大的巢域，当亚优势个体占据的巢域在优势个体的范围内时，巢域便有某些重叠。优势动物的巢域能够自由地超越比较大的区域，并且比亚优势动物接近更多的资源。常常是雄性能高度控制称心的场所，尤其是在控制食物和雌性方面，以及用武力迫使亚优势动物占据它剩下的区域 (Mardsen和Haller, 1964)。

活动性对巢域的限制给予动物一定的利益。使它们熟悉这个区域和食物位置，隐避所及逃避动物将比被迫进入不熟悉的地区更安全。

压力

与行为联合在一起的调节是一种生理的控制机制。有证据表明社群压力通过涉及内分泌系统的生理反馈对个体起作用。脊椎动物中的这种反馈与内分泌粘液和肾上腺素有最紧密的联系 (Christian, 1963; Christian 和 Davis, 1964)。在实验中，鼠类种群增长的抑制导致身体生长的抑制和两性生殖机能的衰退。在密度大的种群中性成熟延迟或完全被抑制，以致有些种群中雌性不能达到正常的性成熟。子宫内胎儿死亡率增高，特别是社群性属次要雌性的胎儿。种群密度增高导致了不充足的哺乳以及阻碍乳婴的发展。同样的效果在下一代的动物中再一次表现的程度较小，即使双亲不常遭拥挤的影响。

研究在压力下的一些野生种群，似乎证实了压力能造成种群减少的假说。

Myers 和他的助手 (1971) 研究受限制的野兔种群。他们把野兔控制在限制的自然生境区域内，生活在不同空间、不同的密度条件下。野兔生活在最小空间内，尽管数量减少，经历了极度衰弱，但性行为和进攻行为增长，特别是在雌性中明显。生殖的衰退是因为死卵的比例与黄体素 (corpora lutea) 的数量。肾周围的脂肪显示出炎症并在表面上有凹陷。肝和脾的重量减少，而肾上腺的体积增大，受压的个体有异常的肾上腺。受压母兔的幼兔身体比例和器官发育受阻碍。当幼兔成熟时，同样表现出行为和生理的失常。例如进攻和性活动比例高以及与体重有关的大的肾上腺。体重轻肾上腺中缺类脂、异常肾上腺和弱小的生存者表明这样的野兔不健康。另一方面，在密度小和密度中等的种群中野兔表现极好的健康和存活。

在鱼类中，密度和身体生长比率之间存在显著的负相关。密度与生长的这种相反的关系，显然对任何观察到池塘鱼过多和发蓝色是种群中密度制约关系最确实的例子之一 (图9-36)。生长的衰退不能仅归于缺少食物。还有更细微的影响在起作用，如水的状况。调节器的作用在蛙中研究最为深入，蛙在蝌蚪阶段密度大时，生长则受到抑制。与抑制生长相联系的是在蝌蚪的排泄物中发现了藻类的细胞 (Richards, 1958)。这种抑制细胞的作用是特殊的，挤满大量的某种蝌蚪的环境中的水能抑制另一种蝌蚪的生长 (Licht, 1967)。

密度大也成为植物种群的压力。因为植物的生殖既有营养繁殖又有由种子进行的有性生殖，两种生殖对压力的反应是不同的。在许多方面植株本身像种群一样随着植物体积增加表现了基本成分的增加。一定的大小在各种密度上生存有类似的标准。

当密度大时，以种子繁殖的一些植物几乎是不存在的 (Putwain 等, 1967)，仅以营养繁殖的方式进行生殖。随着植物密度增大，则营养繁殖后代的数量减少。

对密度压力的第三个反应是资源和空间等级的利用。少数植物个体成为优势并趋向

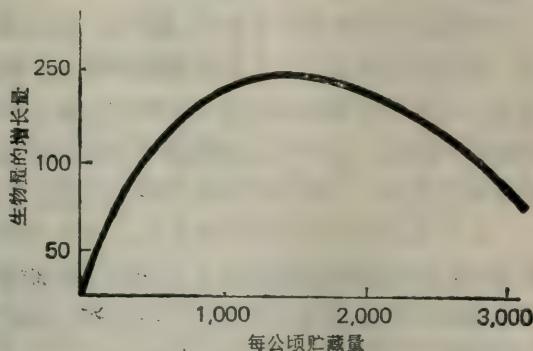


图9-36 种群密度影响鱼的生长。曲线反映了竞争的争夺型 (引自Backiel和Lecren, 1967)

于控制所占据的地点。种群剩余的其它个体发育受阻，同时表现了微弱的生活力。

扩散

扩散 (dispersal) 是拥挤和进攻行为的联合增长造成的对密度的另一种反应。社群性行为和领域性能强制个体离开并到其它地方寻找相对地非占领区。强制离开的个体常常是成熟的幼年动物 (Howard, 1960)。

扩散在种群中是一个连续不断的现象，不管它是密还是稀疏，但是当密度大时扩散最显著。种群向一方向移去而不返回叫迁出 (emigration)。与上述相联系的有一些个体向种群内部区域移动叫迁入 (immigration)，迁出和迁入之间的主要区别在于从区域的观点考虑。一方面是“迁出”者由一区域向别处迁去，但对另一区域而言则是“迁入”。

如果在一个区域里种群相当稳定，而且接近容载量，扩散移动对种群密度影响就小，仅对年龄结构稍有影响。但是种群过剩和食物贮藏导致迁出，使该区域中种群数量减少，而且对年龄结构和遗留种群的生殖比率有巨大的影响。迁入迅速增长的种群能增大生长的比率，这不仅仅是因为增加新的成员而且也提高了出生率。迁入种群稀少的区域能通过增加一个新种群的新遗传型和等位基因来提高该种群的生殖潜力。

迁出包括两个不同的扩散形式。一种是密度制约或内禀增长 (innate)，发生在种群稳定的时候和甚至在种群生长的逻辑斯谛阶段。使扩散者趋向于在诞生时移动到它们双亲巢区的界限以外。这些扩散者忽视了巢区内适合的和有益的环境，表面上看它们随意的离开了适合环境而移动到生疏的不利环境中 (Howard, 1960)。这种散布型能使种得到发展，而且充满它的分布区，并促进种群之间的基因互换。

扩散的另一种形式是密度制约起着安全阀的作用。它与恶化的环境条件相联系 (Wynne-Edwards, 1962)，并且是对种群领域，配偶选择，缺乏适宜的生境及双亲遗弃等群聚条件的反应 (Howard, 1960)。当由于种群压力和容载量下降，一些过剩的个体必然不是死亡就是迁出时，这种环境的扩散最可能发生 (见Errington, 1951)。种群的外围成员首先感到不利环境增大的影响。尽管在“新”区域生存的机会是低的，但它们还是以迁出来逃避种群受蹂躏而被毁灭。如此被迫的迁出增大了定居边缘区和不适宜区域，以及种将蔓延至以前的非占领区域的机会。即使一致的定居 (colonization) 失败了，但少数扩散的个体有适应周围环境能力的基因和遗传结构。扩散的两种类型中，环境扩散仅仅有局部的意义。然而内禀扩散有广泛的重大的地理学上的意义 (Howard, 1960; Myers和Krebs, 1971; Krebs等, 1973)。

遗传学调节机理

增长证明遗传和自然选择在扩散和种群调节中起着主要的作用 (图9-37)。这种观点由W. L. Wellington提出 (1960)，他研究了西部天幕毛虫的种群动态 (population dynamics)，Dennis Chitty (1960) 研究了野鼠种群的动态。他们俩人提出在很有利的环境条件下种群扩大，而且有许多低生活力的个体存活和产卵。在不利的环境条件下，种群中最低生活力的一部分个体死亡，局部种群突然下降。在劣等的个体突然死亡后，种群再一次增大。

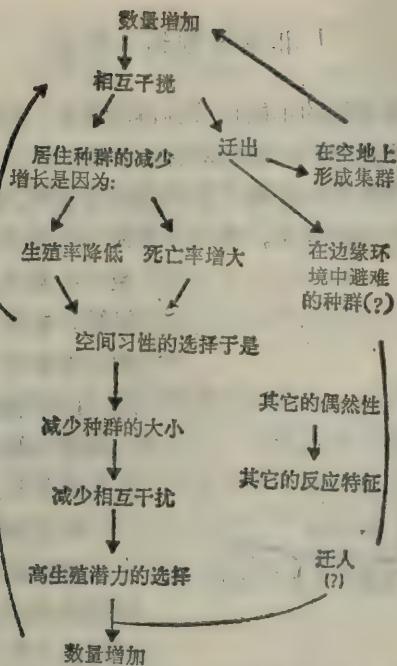


图9-37 解释在小啮齿动物中种群波动的Chitty's假说的修改说明。通过自然选择密度有变化，由于扩散的选择是非常重要的。有最高生殖潜能的动物扩散，那些留在后面的是受种群密度影响最小的（引自Krebs等，1973，©American Association for the Advancement of Science）

天幕毛虫和鼠类衰退是由于劣势遗传型扩大引起的，这一点没有事实证明。虽然做过尝试，但这一假设在自然种群中没有充分的实验。然而Charles Krebs和他的助手（1973）在草原田鼠的遗传机能、扩散及个体生存之间发现了一些关系。

草原田鼠和天幕毛虫是在遗传型的自然范围内遗传影响承受自然选择压力的种群的大小和调节的例子。有些有机体由人用人工方式扩散到自然遗传范围外，并得到与不同遗传型接触。一个例子是狩猎动物的再贮存，狩猎动物安全的从一个区域引进到另一个区域，目的是在耗尽的环境中补充种类。

在美国的东北部，有两种山地美洲白尾灰兔。一种是佛罗里达棉尾兔 (*Sylvilagus floridanus*)，该兔有14个族或亚种。在美国东部是这些族中的两个变型 *S.f. malleurus* 和 *S.f. mearnsi*。另一个种是新英格兰棉尾兔 (*Sylvilagus transitionalis*)。佛罗里达棉尾兔是开阔地和灌丛区的兔子。新英格兰棉尾兔是森林兔，该种兔被限制在新英格兰和阿巴拉契亚高山。

Chapman和Morgan (1973) 发现从种范围的远距离引进不同遗传型，佛罗里达棉尾兔区域的遗传结构和种群动态有明显的作用。佛罗里达棉尾兔 (*Sylvilagus floridanus*) 受益不仅来自生境的变化，而且也来自遗传变异性增大。基因的变异增加了基因库，能使佛罗里达棉尾兔定居在过去不适应的生境，如成熟硬木林，稀疏混交林，针叶林和杜鹃灌丛。另一方面，由于生境的变化，新英格兰棉尾兔在清理迹地和采伐之后被限制在剩余孤岛环境。因缺少变异基因库，新英格兰棉尾兔正衰退到可以认为是临近灭绝的程度。

非密度制约的机理

影响增长比率的非密度制约不能调节种群的增长，因为调节包含有密度起作用的自动调节的反馈。但是非密度制约的影响对种群的增长和下降有一个相当的作用。它们如此影响种群，以致于使它们完全掩盖了非密度制约调节的效果，或者它们可和与密度有关的影响互相作用引起种群的变化。寒冷的春天可以冻死栎树花，引起橡子减产。由于

减产随着冬季的到来，松鼠可能普遍经受饥饿。虽然饥饿与松鼠密度以及可利用食物的供给有关系，但气候是衰亡的主要原因，由环境的全年和季节变化造成的种群一般波动倾向于不规则并与湿度和温度的变化相关联。

在昆虫中能找到非密度制约影响种群大小的明显例子。其例子之一是美国加利福尼亚州胡桃果园中的胡桃蚜虫。蚜虫种群的变化受下述情况的影响：(1) 影响容载量的小叶的年龄，胡桃树在任何时间都能有最大量的小叶；(2) 上代蚜虫食叶子损坏了叶子而使容载量减少；(3) 捕食作用(predation)；(4) 温度(Sluss, 1968)。

这个种群的突然衰退与高温度相联系，特别是在几天之内温度都超过华氏100度时，其结果造成J型生长曲线，该曲线的特征是非密度制约的影响突然限制种群的生长(图9-38a)。由于高密度先于高温，意味着供给蚜虫的食物将减少，而且在高温之后温度变低，损坏了的叶片不能再恢复。捕食作用与高温结合改变了J型曲线(图9-38b)。蚜虫种群增长缓慢和达到较低的水平，而且仍然经历着突然的衰退。由于种群衰退之前大量减少食物并影响叶子的条件，这些蚜虫也就不能恢复了。处于这种情况的捕食作用是比较严重的，蚜虫种群达到容载量更缓慢，没有达到那样大的密度，没有经历高温度时的

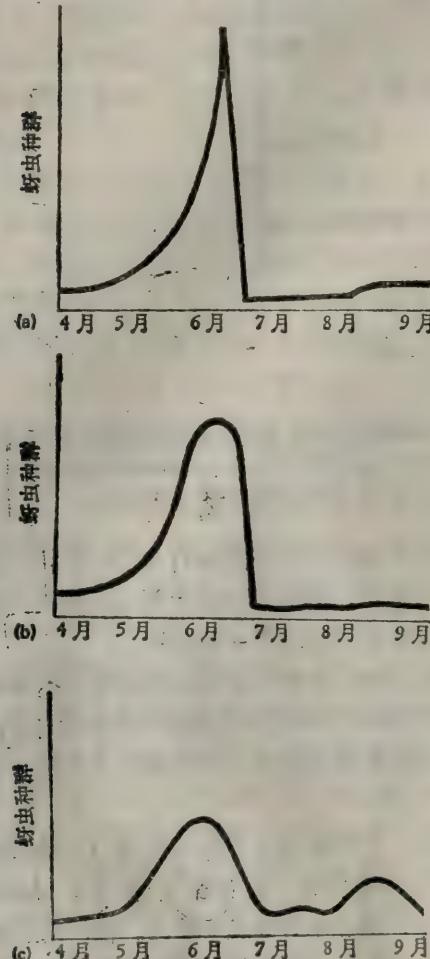


图9-38 在美国加利福尼亚州北部胡桃园中三个常见蚜虫种群模式型：(a)型1表明受温度和小叶条件的支配；(b)型2表明类似的支配，但是加上了瓢虫科甲虫的捕食行为；(c)型3表明受瓢虫科甲虫捕食作用的支配(引自Sluss, 1968)

同样激烈的衰退。由于叶片没有经受蚜虫攻击的不利条件，昆虫能得到一些恢复。因为它们的食物供给没有毁坏，肉食甲虫仍留在该区内，同时对蚜虫种群的任何一新的增长

都有反应（图9-38c）。

非密度制约影响脊椎动物种群增长的一些最确切的例子，存在于降雨量和某些沙漠鸟及啮齿动物的增长率之间。黑腹鹤鹑 (*Lophortyx gambelii*) 的繁殖机能按照重要性的顺序是：（1）4月末的土壤湿度；（2）超过一岁雌性的比例；（3）从9月到4月的季节降雨量 (Francis, 1970)。土壤湿度和由于冬末鹤鹑以一年生杂类草为食引起的种群增长之间有紧密关系。绿色植物可利用的总量由冬季降雨总量决定。如果达到临界降雨量，绿色植被生长茂盛，则鹤鹑繁殖更多的幼鸟。若雨量不足，一年生杂类草发育不好，则鹤鹑的生殖力降低甚至不能生存（图9-39）。沙漠啮齿类动物和降雨量之间也存在着类似的关系。当水和绿色植被不为成熟生存所必须，如果水和绿色植被不适用时，雌性的生殖失败 (Beatley, 1969)。

人们运用最大的非密度制约来影响种群增长的比率。因市场需要兽皮、肉和羽毛，狩猎使遍布全世界的一些种被灭绝或大量减少。人们改变环境的能力使得对一些种有利，而减少另外一些种。南方毁坏原始林使象和啄木鸟绝灭了；北方采伐山毛榉林并且伴随着狩猎引起过路鸽子的绝灭。草原区地穴排水严重的减少了水生植物种群。北美东部清除森林以及随后耕种土地，扩大了开阔原野鸟的生境和边缘的种。使生活在草原的

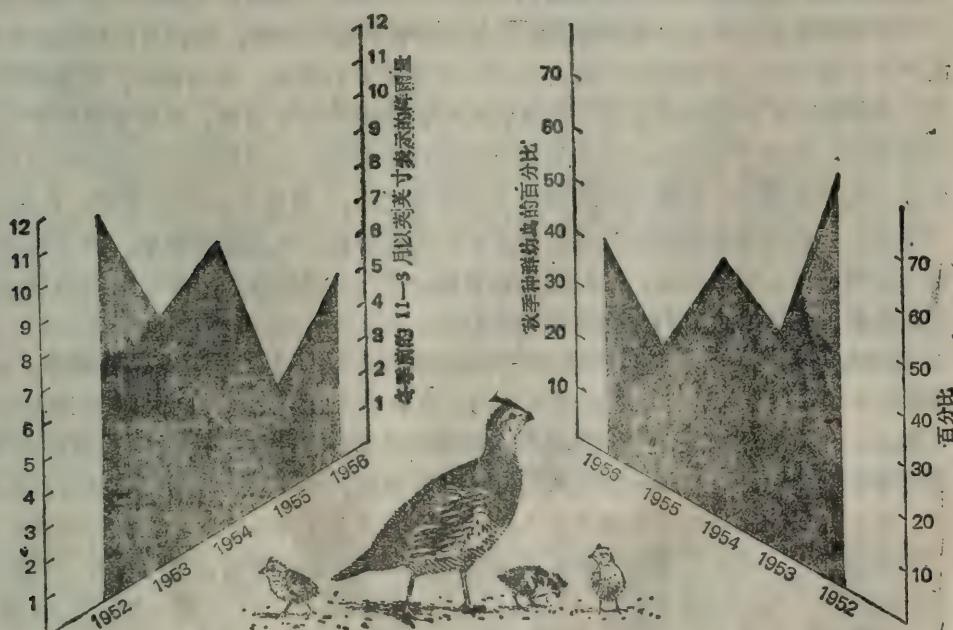


图9-39 在亚利桑那州南部连续几年冬季降雨与黑腹鹤鹑 (*Lophortyx gambelii*) 种群年龄结构的关系 (Sowls, 1960)

黑喉麻雀和山狗向东扩展。修筑公路、城市和市郊的扩大、工业区、水坝的建筑、露天采矿、石油钻探等所有这些都破坏了生境。没有适宜的生境有机体就不能生存。

近来非密度制约的影响之一是人们广泛的应用农药。大量研究含有氯化氢的农药。除了通过接触和吸收灭除目标种 (target species) 外，这种农药直接引起有机体死亡 (Clawson, 1958; Wallace, 1959; Hunt, 1960; Hunt and Bischoff, 1960; Rudd, 1964)。它们通过干扰生殖过程和幼动物生存使生殖力下降。氯化氢阻碍了鸟类钙的代

谢，引起蛋壳薄以及随之而来的胚的损失 (Bitman, 1970; Keith等, 1970)，同时这也表现在鱼卵上，引起鱼苗大量死亡 (Burdick 等, 1964)。农药由于杀灭捕食性动物、寄生虫、不需要种的竞争者而干扰了密度调节的过程，与这些对应的是人们定向控制的昆虫大量的恢复 (Muir, 1965)。

r和K 的选 择

人们在现代生态学的文献中读到大量关于r对策者 (strategists) 和r选择 (selection) 及K对策者和K选择的资料。r涉及到生殖率，而K涉及到容载量 (见Pinaka的讨论, 1970)。

通常所说的r对策种是短生活期，有高生殖率，生产大量种子、卵和幼小动物，然而它们之中仅仅部分能存活。它们有利用暂时环境和不稳定且无法预料的环境的能力，在这种环境里突然死亡与有机体遗传结构和种群大小关系不大。幸存的 (Opportunists) r对策者能利用竞争比较少的环境。坚韧和可适应性，它们有广泛的扩散方法并且是很好的定居者。它们迅速的应付种群的失调。这样的有机体是早期演替阶段特有的。

K对策者是竞争种，是具有生活期长的个体的稳定种群。它们是比较大的有机体，能产生少量种子、卵和幼小个体并对这些给予更多的照顾。在动物中，双亲照顾幼小动物；在植物中，由脱离实生苗成固体状的贮藏物供给种子营养。K对策者生存在更稳定的环境中，这种环境中的死亡率受着密度制约的影响，这种影响对某些遗传结构的个体比另一些个体更多。有能力促进调整大密度和竞争位置的个体是有利的。K对策者是“专家”环境的高效率的使用者，而且它们的种群处于或接近容载量。因为延迟生殖，增长比例较低，成熟期长，它们对失调敏感，缺少与其它特性一起扩散的方法。K对策者是少量的定居者，它们是演替后期特有的。

虽然把r对策者和K对策者描述成两极的实体，实际上从r到K形成连续群。r对策者和K对策者是用于有机体比较的相对术语。在种类中间甚至在种内部亦有r对策和K对策等级。在一定的环境条件下，例如未被充满的环境，有机体可以像r对策者那样表现；当环境被充满时，有机体可以像K对策者那样表现。当种经受激烈的非密度制约的死亡时，具有高生殖比率的个体离开大多数后代和将要占优势的地区。在激烈的密度制约死亡率的情况下，有能力忍受大密度或接近容载量的个体将保留在种群内。Solbring和Simpson (1974) 发现蒲公英 (*Taraxacum officinale*) 四个群落生境，其中两个，A 和D占所有研究植物的70%。A是群落生境受干扰处的优势种，D在不受干扰处占优势，例如在比较湿润的草地上。D是比较好的竞争者，因此有比较高的K值。

摘 要

生物都生存于同种的集团中或种群中。这些种群占据着特定的空间，有一定的密度和年龄结构、出生率和死亡率、生长型以及在时间和空间上的数量分布。种群的大小相对于一定的单位空间即是密度。种群的密度由增加到群体中和离开群体的个体数、出生率和死亡率之间的差、迁出和迁入之间的平衡所决定的。出生率常常对新个体的增加有最大的影响。死亡率使种群缩小，而且在幼龄级和老龄

级上最明显。通常用存活率这一术语说明，而不是用死亡率来说明。年龄和性比影响着种群的出生率和死亡率。生殖被限制在一定的年龄级，死亡率在另一些年龄级上最显著。年龄级配置的变化导致了幼体生产量的变化。性比的变化趋向雄性和雌性之间达到平衡，但它随着种群密度的变化而变化。

当出生率超过死亡率时，种群增大；它们之间的差表示增长的比率 r 。在无限的环境中，动物种群呈几何级数增长，这种现象发生在小种群被引进未被充满的环境时。但是，由于环境是有限的，最终种群的增长缓慢下来，并在一点上与环境容载量达到平衡；于是种群围绕这一点波动。容载量是什么或平衡点是什么可能有些抽象。容载量除了重叠型（overlap type）外的，可以从四个不同的术语考虑：维持密度 K 、最适密度、安全密度和忍受密度。种群以一些格局类型分布在整个地区。领域性导致了或多或少的均匀分布。大量的有机体表现出成群分布或蔓延（contagious）分布，这种分布导致了种群的聚集。有些聚集反映了一部分种群成员群聚性的程度，这可以导致互相协作或竞争的状态。

在一定的区域内种群的大小受密度制约和非密度的机制影响。有一些生物学家主张种群的波动主要受一些外来的因素或非密度制约的因素影响。另一些人主张种群围绕着适宜的大小波动，而且种群密度的变化是由与最适条件有关的有机体的数量决定。还有一些人主张局部种群受种群密度、资源限制以及气候等相互作用的控制，以及受种内竞争和捕食动物的控制，波动于这些因素所决定的较高和较低种群水平之间。

非密度制约的影响如恶劣气候一样，能使局部种群减少，甚至达到绝灭的程度。但因它们是与密度无关的，它们很少调节密度。在非密度制约的影响中，人是最主要的因素。通过人的活动能使种群增长，或使整个种群绝灭。

调节的过程似乎受内在的或密度制约的机制影响。其中之一是种内竞争，那些有机体在供应不足时为争夺同一类资源而竞争。竞争有两个基本类型。第一个类型是抢夺（scramble），该类型中的资源分成许多小块，这些小块竞争者都可以接触，个体抢夺资源引起消耗。每个个体都得到那样少量的资源，以致使它们不能生存。第二种类型是斗争型（contest），该类型中每个获胜的个体要求部分的资源，失败的个体不能接触到资源。斗争型的竞争，在领域性和社群性中出现并占优势。这样的压力常常引起内分泌的不平衡，特别是垂体-肾上腺的复合物导致了不正常的行为，不正常的生长、退化和不育。涉及到这种行为调节可能是遗传反馈，由此引起种群质量的恶化。这些机制造成种群密度的摆动，通过密度制约的和非密度制约的影响的联合作用，使摆动受抑制或变成不规律的种群密度。

社群性压力和拥挤导致了种群成员离开出生地的迁移。这种扩散采取迁出或迁入的形式。这种迁移的方式可以导致新繁殖的群体在未开发的生境中定居。迁移是来回运动，包括返回到最初迁出的区域。

种群增长和对拥挤及竞争状态的反应可以从 r 和 k 选择的观点考虑。通常所说的 r 对策的种类是短生活期，它们的生殖比率高，有利用暂时生境、广泛扩散以及定居新地区的能力 k 。对策种类是长生活期的，它们的生殖比率低，有能力适应于大密度和竞争的环境。它们缺乏广泛扩散的方法并且是少量的定居者。

〔李建东译 郑慧莹校〕

第十章 种群间的关系

一个物种的种群不能单独生活。作为生物群落的成员，一个物种种群的成员跟另一物种种群的成员相互作用。这些种群经常的相互作用（特别是捕食和竞争），对种群的调节作用比同种成员之间的任何相互作用要强得多。

捕 食

广义地说，捕食可以定义为一种生物以另一种活的生物为食。从种群生态学家的观点来看，在捕食作用和反作用方面，它不仅限于能量的转移。捕食表示两个或更多的被捕食的与捕食的物种直接而又常常很复杂的相互作用。一些捕食者的数量可能取决于被捕食动物丰富的程度，而被捕食动物种群的数量可能又受它们的捕食者支配。但是，这种看法是有争议的；当然同一概念不可能适用于所有的捕食者和被捕食者的类群。

捕 食 理 论

在本世纪20年代，捕食对于一个物种种群生长的影响受到了两位数学家 Lotka (1925) 和 Volterra (1928) 的注意。他们分别发表的数学研究报告表示捕食者和被捕食者种群之间的关系。他们试图证明如果捕食种群增加的话，被捕食者则以相反趋向而减少。被捕食增加，捕食者种群也跟着增加。两个种群的增减导致各自的波动（参阅图10-1）。

生物学家 Gause (1934) 试图用实验证明 Lotka-Volterra 模型。在固定的环境条件下，他把捕食者的种群〔栉毛虫 (*Didinium*)，一种纤毛虫〕和被它们捕食的动物〔草履虫

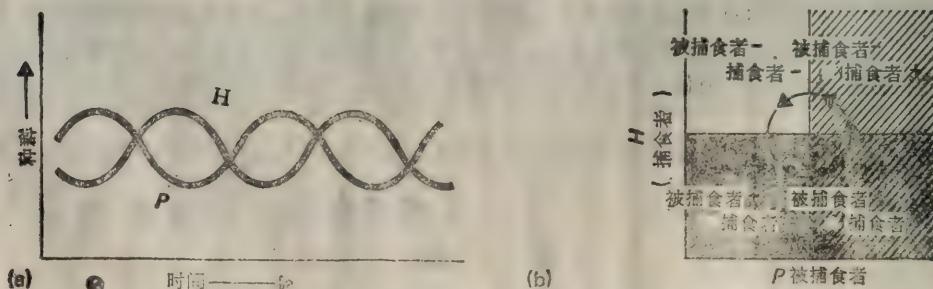


图10-1 (a) 表示Lotka-Volterra方程产生的捕食者与被捕食者的相互作用。根据每个分布量对时间函数作图。(b) 表示Lotka-Volterra方程的另一种表达方式。这个模型表示种的连接分布量。在这个模型中，捕食者和被捕食者零点生长曲线是直角相交的直线

虫 (*Paramecium caudatum*) 飼養在一起。不管两个种群的密度如何，栉毛虫总是捕食草履虫。草履虫被吃光之后，栉毛虫由于饥饿而死亡。Gause只有通过定期地把草履虫放进培养液中，才能维持栉毛虫种群免于死亡。在这种方式中，正如Lotka-Volterra模型所预期的那样，它能够维持种群在一起，并且产生有规则的变动。捕食者和被捕食者的关系由于过度捕食，如果不加进别的捕食者种群的话，被捕食者将灭绝。

在另一实验中，Gause把沉淀物放入试管底部，在这里被捕食者能够逃避捕食者。当被捕食者从透明的培养液中消失的时候，捕食者由于缺乏食物而死亡。躲避在沉淀物的草履虫继续繁殖，最后充满了整个培养基。

大约10年以后，生态学家 Nicholson 和数学家兼工程师 Bailey 提出了一个寄主-拟寄生关系的数学模型。这个模型论述了一个在所有外部条件不变的限定的区域里，生活在一起的单一的捕食者和单一的被捕食者种群出现愈来愈剧烈的波动。

Lotka-Volterra 和 Nicholson-Bailey 模型本质上都表明，随着捕食者种群增加，它们将把大量的被捕食者逐渐吃掉，直至这个被捕食者种群开始衰落。当被捕食者减少时，捕食者面对着食物愈来愈少，它们也接着衰落。此时，捕食者的数目由于饥饿而及时减少，以致被捕食者的繁殖将超过由于捕食而减少的数量。于是被捕食者增加，不久捕食者种群也增加。这种循环或波动可以持续不断。被捕食者永远不会被捕食者完全消灭，捕食者也永远不会完全死光。

Lotka-Volterra 方程在许多方面过于简单和不切合实际。它过分强调捕食者对被捕食种群的影响。遗传变异、压力、迁徙、侵犯行为、有效的躲避，被捕食者的数目愈来愈少而很难找到；其他的属性也同样影响捕食者和被捕食者种群的波动。数学生态学家（参阅 Rosenzweig 和 MacArthur, 1963; May, 1973）试图修改 Lotka-Volterra 方程，使它们更切合实际，但是他们的论述已超出本书的范围。

捕食者和被捕食者种群之间相互作用的模型提出，捕食者对被捕食者的密度变化有两种截然不同的反应。如果被捕食者密度增加，每个捕食者可以获得更多的被捕食者或者更快获得被捕食者。这是一种功能反应 (functional response) (Holling, 1959, 1961)。或者捕食者可以通过增加繁殖或迁移进来而变得更多，这是数量反应 (numerical response)。

功 能 反 应

随着被捕食者的密度增加，捕食者或寄生物通常将会捕到或侵袭更多的被捕食者。捕食者往往捕到被捕食者和寄生物，往往侵袭寄主，它不是与被捕食者或寄主的总数成正比的。当被捕食者密度小的时候，捕食者的消耗量将比依靠密度基础所预期的要小。在适中的密度中捕食意外地高。在高密度中捕食再次下降。对捕食者这方面捕获对象的研究，可部分地解释这一点 (Tinbergen, 1960)。当被捕食者密度小的时候，捕食者不能得到该种的捕获对象。一旦捕食者达到一定的密度，捕食强度增加。被捕食者密度很高时，被捕食者比食物的标准百分率高时，捕食者就厌腻或停止食用特别捕获对象。

功能反应可以用图解来表示，用单位时间内得到的被捕食者的数量、可变动的关系

与被捕食者的对比的变量作图（参阅图10-2）。曲线分三种类型。第一种反应类型是，当被捕食者愈来愈多时，捕获的被捕食者的比例没有上升。而在达到饱和值之前捕食者捕获一定比例的被捕食者，然后捕获被捕食者的比例不断减少。第二种反应类型类似于第一种反应类型，只是曲线的样式逐渐达到平稳状态。象第一种反应类型一样，反应不受密度的支配。第三种反应类型是一条S型曲线。只有当被捕食者比较丰富时捕杀才增加，然后失去平衡。这种S型反应曲线是脊椎动物捕食者所特有的。结果捕食者大量表现为：它们对饥饿的反应，对猎食的能力，与被捕食者种类联系的频率，以及对被捕食者刺激的反应。

数 量 反 应

如果被捕食者的密度增加，捕食者的数量可能也增加。但是这个反应不是直接的。一个活跃捕食者的出生和出现，必然有一个缓慢时期，这个时期可能妨碍捕食者或寄生虫种群赶上被捕食者。结果数量反应和被捕食者密度之间经常存在着相反的关系（参阅图10-3）。在对加拿大云杉食心虫的长期研究中得到充分的说明（Morris, 1963）。寄生虫的反应开始时食心虫密度急剧增加，然后食心虫蛹密度的增加迅速下降。

被捕食者密度数量反应的突出例子是几种鸣禽，特别是金翅虫森莺（*Ver-*
mivora chrysoptera）、栗颊林莺（*Dendroica tigrina*）和栗胸林莺（*Dendroica castanea*），它们的多度受云杉食心虫的突然蔓延支配。在这期间栗胸林莺（*D. castanea*）的种群每100英亩增加10—120对（Mook, 1963, Morris等, 1958）。栗颊林莺和栗胸林莺在食心虫突然蔓延期间比其他种的鸣禽更大量地得到食心虫（MacArthur, 1958）。实际上栗颊林莺，可能还有栗胸林莺，明显地依靠云杉食心虫的突然蔓延才使这些鸣禽得以继续生存。在蔓延期间这两种鸣禽由于得到特别多的食心虫，它们比其他鸣禽有更迅速增加的能力。但是在两个突然蔓延之间的年份当中，这些鸟类在数量上减少，甚

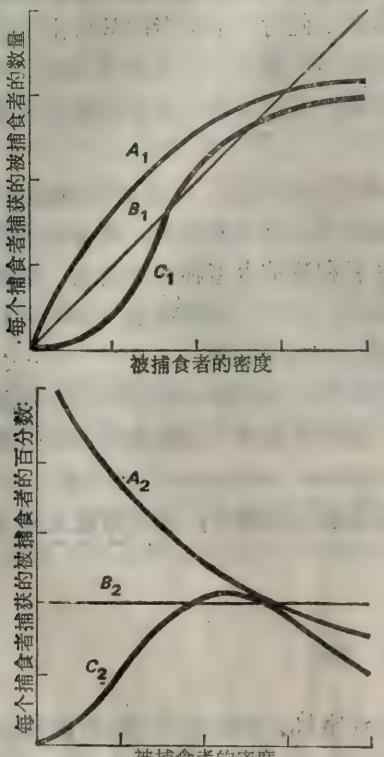


图10-2 三种基本类型的功能反应曲线。（A）直线，捕获的被捕食者的百分数随被捕食者的密度而增加；（B）曲线，捕获的被捕食者的增加随被捕食者而迅速增加，然后达到平衡，最后下降；（C）S形曲线，在捕获被捕食者随密度增加之前有一段时间，然后捕获的百分数曲线达到平衡，通过不断增加被捕食者种群来保持同样的平衡（据Hassell, 1966）。

至可能在当地绝种。

数量反应有三种基本形式(图10-3)：(1)正比反应，在特定的范围内，由于被捕食者密度增加，捕食者的数量也增加；(2)没有反应，捕食者种群保持平衡；(3)反比反应，与被捕食者的密度相比，捕食者种群衰退。

由于大多数数量反应通过繁殖来增加，而繁殖起码需要一些时间，因此被捕食者种群的增加和捕食者种群的数量反应之间存在一段时间滞差。

从最近很多野外研究中，可以发现捕食者对被捕食者种群的变化延迟数量反应的例子(Clark, 1972; Nellis等, 1972)。在加拿大艾伯塔一个62平方英里的区域内，1966—1969三年间，大角鸮的种群由于它的被捕食者雪鞋兔的种群增加了七倍，它从10只增加至18只(Rusch等, 1972)。在鸮的食料中，雪鞋兔

的生物量从23%增加到50%，而鸮巢则由20%增加到100%。

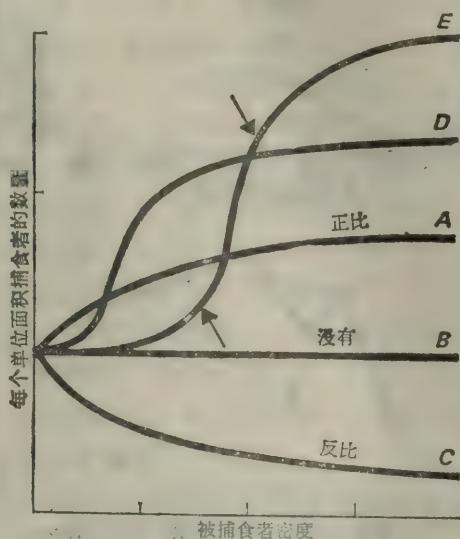


图10-3 数量反应的基本形式：(A) 由于被捕食者的密度增加，它的数量也增加；(B) 没有反应，捕食者的数量保持平衡；(C) 反比反应，与被捕食的密度相比，捕食者种群衰退(据Hassell, 1966)

综合反应

为要分析捕食者密度和被捕食者密度之间的关系，功能反应和数量反应可以结合起来得到一个综合反应，用捕食百分率作图。按照这个图，捕食可分成两个类型。一种是当被捕食者密度增加时，捕食的百分率持续下降。另一种是捕食的百分率开始时增加，然后下降。后者结果得到一条由被捕食者密度的S形功能反应和直接数量反应所产生的圆顶形曲线(参阅图10-4)。

捕食类型

在许多脊椎动物种群中，捕食者对被捕食者的反应并不完全遵循上面描述的功能反应和数量反应。捕食者获得被捕食种的大部分或全部的个体，被捕食者能存活多少，取决于它们占据栖息地的能力和群居行为。被捕食种的损耗通过增加产仔、孵出的数量和幼体的较大存活来补偿。因此这种捕食类型称为补偿捕食(compensatory)。捕食者不再得到有利于猎取被捕食种群水平，Errington称之为安全阀值(threshold of security)(1946)。如果被捕食者的数量增加超过了这个安全阀值，该地区不再容纳这部分过剩的动物，而它们易受捕食。在安全阀值以下，捕食者的功能反应是非常低的(图10-5)，且不存在数量反应。如果超过该临界值，功能反应是明显的，并可以出

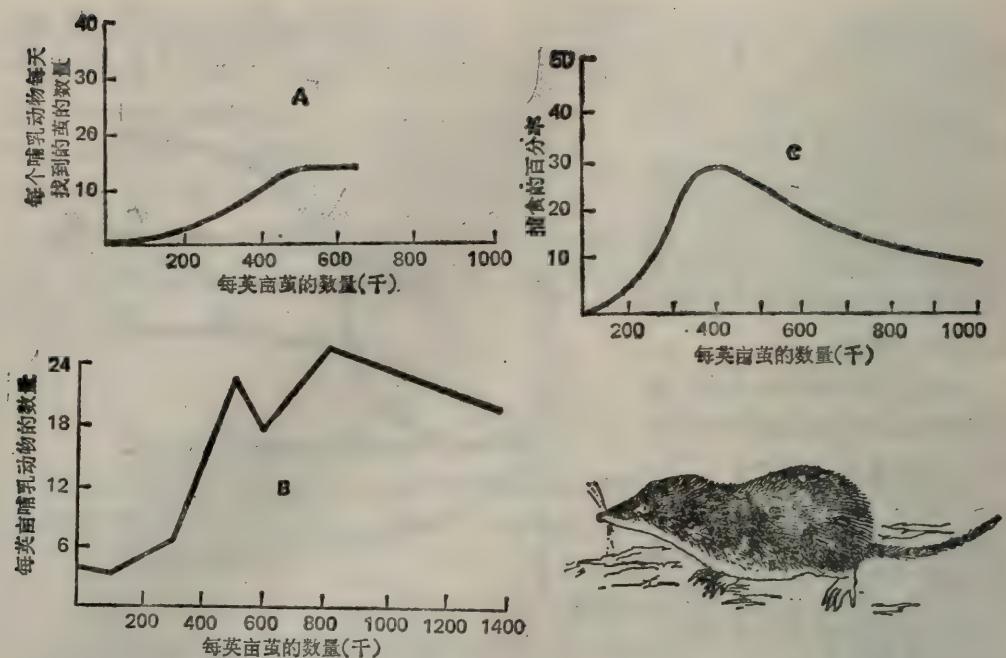


图10-4 以功能和数量两种反应为基础的综合反应。普通鼩鼱 (*Sorex*) 捕食叶蜂茧的功能反应 (A) 和数量反应 (B) 的曲线。 (C) 以捕食的百分率对被捕食者密度作图所表示的综合反应曲线 (据Holling, 1959)

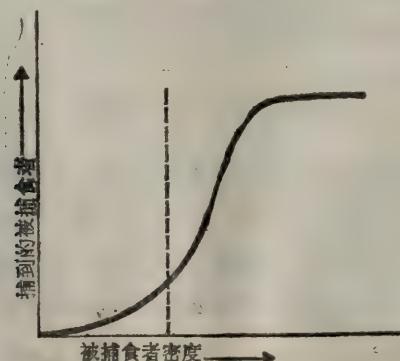


图10-5 用功能反应曲线来说明补偿捕食。在垂线的左边没有反应

现数量反应。补偿捕食的一个突出例子在Errington (1963) 著名的麝鼠研究中详细叙述过。

捕 食 的 成 分

捕 食 者

在讨论捕食时有两点要注意。一点是居住在铁杉树丛中过冬的库珀鹰侵袭一窝鹌鹑，以致春天时鹌鹑一只也没留下来。另一点是包括两种在一起各自生活的捕食者，一个是鳄鱼，另一个是蓝苍鹭。在一个较短的观察期间，苍鹭捕获两种鱼类是相当成功

的。处于同样环境的鳄鱼，它能够向正在游的鱼猛冲，但捕食失败了。发生的事情如此简单以至一个漫不经心的观察者可能忽略它们。可见每种捕食方式包含许多成分。

一种成分是捕食者的猎取能力。库珀鹰（追捕者）、蓝苍鹭（潜随猎物者）和埋伏在一定地方进行监视的鳄鱼，它们的猎取能力和猎取趋性有显著差别。由于埋伏猎取需要的能量最少，所以鳄鱼成功的次数很少。苍鹭是一种谨慎的捕食动物，它寻找合适的水塘，并用嘴突然扎进去而获得被它捕食的动物。搜寻时间可能很长，但追捕时间却很短，捕食动物只能得到较少的被捕食动物。库珀鹰由于通常知道它的被捕食动物的定居处，因而搜寻时间最短，但它的追捕时间比较长。一般它获得比较大的被捕食动物。

根据它们猎取的活动，可以把捕食动物分为特化的（specialized）和一般的（generalized）。特化的捕食动物仅适于猎取几个种类。当主要的被捕食动物种类减少，降到捕食种群不能维持它自己的时候，捕食动物就被迫迁移。一般的捕食动物不受食物的限制，可以用其他食物来源进行调节。角鸮和𫛭（*buteo hawk*）可以找到大量群集的被捕食者。需要的时候狐狸可以变成吃植物和腐肉，在一般情况下，捕食动物的适应性使小啮齿动物比小的鸟类和兽类更容易受到捕食者的袭击。

猎取的能力和猎取的成功显然包括捕食者方面的猎取印象（search image）的建立。一旦捕食动物有把握找到好吃的被捕食者时，它就逐渐地比较容易找到另外的同类动物。因此库珀鹰和蓝苍鹭记住它们各自的被捕食动物的出现和场所，并且用它们自己的方式来猎取之，猎取印象愈来愈深。更加熟练和成功的捕食动物变成捕获特殊的被捕食动物，它对这种被捕食动物的依靠愈来愈深，结果，被捕食动物的数量可能愈来愈少，因此种群扩大分布范围，使捕食动物和特殊被捕食动物相遇的机会减少。对某一被捕食动物的猎取印象随着时间的推移而衰减，捕食动物将开始对另一种类发生兴趣。

捕食必须强调的另一个重要问题是：选择捕食动物和更换被捕食动物。虽然捕食动物可能对特定的被捕食动物非常喜爱，但在相对不足的时候，它能够更换一种更为丰富的动物，从而提供更加有利的猎取机会。例如，如果啮齿动物比野兔、鹌鹑更加丰富，狐狸和鹰将专注于啮齿动物而取代野兔和鹌鹑。这些更换的被捕食动物种类通常称为缓冲种（buffer species），因为它们处于一方为捕食者另一方为猎物种之间。如果缓冲动物的种群减少，那么捕食动物就转向别的食物来源（假如这些动物的种群很大），如野兔和鹌鹑。这种捕食动物转向另一种食物的现象，最近称为转换（switching）（Murdock, 1969）。当捕食动物将要捕食的种类比所有可吃的被捕食动物更为丰富时，就发生转换。

虽然转换和更换被捕食动物的概念是正确的，但是不管某些被捕食动物怎样缺乏，一些捕食动物还是认真地寻找它们。在加利福尼亚草原，捕食动物仍表现出对䶄（田鼠属（*Microtus*），一种草原田鼠）的特别喜爱，甚至超过了丰富的更换的被捕食动物美洲禾鼠属（*Reithrodontomys*）（一种欧洲田鼠）和其他的啮齿动物（Pearson, 1966）。实际上丰富的更换被捕食动物使食肉动物能够维持大的种群足以继续捕食喜爱的种类。在食草动物（植物性捕食动物）中，鹿明显表现出特别喜欢几种嫩草（参阅 Klein, 1970）。即使其他种类的种子很丰富而且容易得到，但草原上的老鼠经常对它喜爱的草籽感兴趣（Batzli 和 Pitelka, 1970）。

喜欢选择栖息地和变换分布区能够使捕食动物和被捕食动物更密切接触，从而增加

被捕食的危险。食草的腹足纲的软体动物凹螺 (*Tegula funebralis*)，在它们生活开始的头5—6年，在捕食它们的海星 (*Pisaster ochraceus*) 的生态带以外的高潮间带中繁殖，6年以后凹螺迁移到为海星所占据的低潮间带，这时凹螺很容易受到捕食，它弥补海星食物的25—28% (Paine, 1969)。

被捕食动物的年龄、大小和强壮影响着捕食的动向。不同的捕食种类需要一定的能量才能达到有利的捕食，捕食动物能量太小不能捕到动物。除非被捕食动物充裕和能够迅速地捕获到，否则获得食物消耗的能量将超过得到的能量。另一方面，捕食动物具有大小的上限，被捕食动物可能由于太大而消耗不掉，以及太难对付或太危险，因而捕食动物必须以食物的大小作为选择对象，例如，美洲狮不袭击大的、健壮的麋，因为它不易对付，而是集中袭击鹿和年幼或体弱的麋 (Hornocker, 1970)。

另外两个可变化的情况是捕食动物的饥饿状态和觅食花费的时间。捕食动物和被捕食动物之间接触的次数，一定程度是由捕食动物的饥饿状态来决定的。当捕食动物厌腻时，它的饥饿状态是低的，它很少去追捕和袭击。经过一段时间消化之后，捕食动物的饥饿状态升到袭击点上 (参阅 Holling, 1966; Watt, 1968)，捕食动物外出追猎。为了获得食物，捕食动物必须花时间去搜索和追捕，这叫做搜寻速度 (searching rate)。搜寻速率受捕食动物的速度相对于被捕食动物的速度和逃跑反应的距离、导致成功捕获的袭击等等所影响。被捕食动物愈丰富，搜寻所需要的时间愈短。如果被捕食动物缺乏，捕食动物需要花费很多的时间搜寻，结果还是找不到食物，这种动物就不能维持生活。

被捕食者

上面只讨论了捕食动物的变化。从被捕食的观点来看，很多可变动的因素决定了它们可能被捕获的机会——被捕食动物的危险率 (prey risk)。这种危险部分是由于被捕食动物种群的密度、食物和掩蔽的有效性、迁移、活动、习性、大小、年龄、强壮以及逃跑的反应所决定的。

在许多情况下，对被捕食动物种类的捕食强度与被捕食种群的密度有关。被捕食动物季节性的群集往往吸引捕食动物，例如种子在传播之前比较集中，很容易被动物大量食掉。种子传播后，由于密度降低，吃食种子的强度随着与母树的距离增加而下降 (Janssen, 1970)。

运动、活动和习性影响着动物落入捕食的机会。在区域性定居和求偶期间，雀形目鸟类更加活跃而放松警惕，增加了捕食的机会，象白脚鼠这样夜间活动的动物，对白天活动的捕食者的敏感要比对猫头鹰差。冬天时草地的鼠类钻到地洞，而一些鼠类在雪面上跑。黑色种类和白色种类相比，白脚鼠更易受到攻击，而草地老鼠相当安全。

年龄、大小、强壮能改变被捕食者的危险率。在脊椎动物被捕食者中，幼小和老弱者看来危险性最大，但不能一概而论。危险率很大程度取决于捕食者的猎取方式，靠迅速的行动袭击被捕食者的犬类总是企图捕捉幼小和老的动物。鬣狗捕食的角马只限于幼小和老的个体 (Schaller, 1972)。猎豹限于捕食那些体重小于45磅的被捕食者——瞪羚和幼小的角马。另一方面，猫科大的动物，如非洲狮和美洲狮猎取时偷偷地埋伏在易于袭击某些动物的位置上，以利于逮住这些动物。因而非洲狮袭击那些健壮的角马 (Sc-

haller, 1972), 而美洲狮杀死所有不管年龄大小的黑尾鹿 (Hornacher, 1970)。

如果捕食者演发出捕食被捕食者的手段, 那么可以意料, 被捕食者必然也演发出一定的防御方法来防备捕食者。被捕食动物已演发某一逃跑方法, 使它们至少能够逃避捕食动物的追捕。在种和同种的个体当中, 迅速、敏捷和逃跑的反应是多种多样的。鸣鸟和野兔表现出相当敏捷和灵活地逃跑。相比之下, 鹬的速度和敏捷性就差些, 只能依靠对危险的敏锐的感觉、掩蔽和保护色来逃脱。有些动物集体或者单独地采取防御性的反应, 通常是不断驱赶、甚至伤害或者杀死它们的侵略者。防御行为是对捕食动物的适应。一只长大的麝鼠可以咬伤一只有利齿的水貂 (Errington, 1963)。汤普森的瞪羚可以杀死一只豺, 但大多数的捕食者豺逃去了 (Schaller, 1972)。其他防御和逃跑的方法包括结构上的防御, 海龟和蜗牛缩进保护的壳里; 豪猪放出锋利的刺; 一些植物种类有刺以防止被动物吃掉; 坚硬的种皮除了专以此为食的动物之外, 所有动物都不能吃掉它。

另一种抗捕食的方法是化学防御, 它的用途比猜测的还要广泛。一些动植物对它们的捕食者来说是有毒的。植物的毒性来自象硒、棉子酚、生氰的糖苷和皂角苷这样的化合物浓度。虽然这些有毒植物可以防止被一般的捕食者吃掉, 但它们可能被特殊的捕食者吃掉。有些昆虫具有把植物中的有毒物质转变成它们自己的有毒物质的能力, 这又使这种植物的捕食者昆虫能防御它们的敌人。例如, 王蝶以含有一种强心苷的马利筋为食, 这些有毒物质能够引起吃这种蝴蝶的鸟类生病。其他的防御包括分泌有毒物质, 臭鼬、许多蛇类和一些节肢动物具有投给敌人的腺体分泌液。这些动物把剧毒的液体向它们的敌人喷射, 或者注入它们敌人体内 (Eisner, 1970)。另外一些动物, 例如千足虫由身体表面排出一种分泌液 (Eisner, 1970)。这些分泌液通常是立即起作用的。这种可怕的效果迷惑住捕食者, 而使被捕食者逃跑掉。

具有明显毒性及其他毒物的动物常常带有警戒色, 这种警戒色是鲜明的, 对捕食者作出警告的图案颜色。臭鼬黑白相间的条纹、霸王蝴蝶鲜明的橙黄色、许多蜜蜂和蚂蜂黄黑相间的颜色, 都是用来警告它们的捕食者的。捕食者在学会识别这些颜色图案、分辨臭味或挨刺之前, 一定上过它们的当。

和这些动物在一起, 其他有关可食的种也演发一种相似的拟态或伪装的警戒色。大约在100年前, 英国博物学家H. W. Bates在观察美洲热带蝴蝶时描述了这种现象。他所描述的拟态型, 现在称为贝茨拟态 (Batesian mimicry), 是一种可食的种模拟成为一种不可食种的样子。当捕食者看到躲避者的样子, 它就离开这种拟态动物。北美洲蝴蝶是一个例子, 美味的黑红色蝴蝶模拟十分不合鸟类口味的橙褐色大蝴蝶 (Brower, 1958)。原态和拟态都是底色为橙黄色而带有白色和黑色的斑纹; 两者异常地相象, 但是黑红色蝴蝶的原形有比较多的蓝黑色 (参阅图10-6)。

第二种不大常见的模拟类型是 Müllerian, 它的原态和拟态都是不可口的。两种昆虫在一起, 它们都可以减少各自的损失, 尤其缺乏经验的鸟类都学着避开它们 (Sheppard, 1959)。

更巧妙的防御方法是生理的: 繁殖选择的时机是便于在短期内产生最大量的种子或者后代, 以充分满足捕食者, 从而使得一部分繁殖者得以避免被捕食。在短期内散出来的针叶树种子大量地被松鼠吃掉。松鼠尽量把成熟的种子吃掉, 把不成熟的球果贮藏起



图10-6 昆虫的拟态。模拟不合口味的美洲马兜铃凤蝶 (*Papilio Philenor*) 原态的北美黑凤蝶 (*P. polyxenes*) 和山胡椒凤蝶 (*P. troilus*)。黑色的雌的北美黑条黄凤蝶 (*P. glaucus*) (图中没有表示出来) 是它的第三种拟态。野蜂和蜜蜂具有蝶的拟态。盗蝇 (*Mallaphora bombooides*) (左图) 是野蜂 (*Bombus*) 的一种拟态。盗蝇不仅有利于减少被捕食，而且利用原态野蜂为食。通过模拟野蜂，盗蝇没有引起蜜蜂的注意，使得它自卫已经太迟了。嗡嗡蝇 (*Volucella bombylans*) 是蜜蜂的一种拟态，是一种在各种膜翅目窝里的食腐动物。在特征上，原态比拟态更为常见一些，后者是吃昆虫的蟾蜍和青蛙的可口食物。

延续三个星期而不是两个星期。虽然猞猁捕食幼小的驯鹿，所以它对逮驯鹿的适应变化不大，只是迫使猞猁比那些作为食物的驯鹿大些。在增进比率方面反映出这种行为的变化，驯鹿群别的地方只增长3%，而阿瓦龙却增加了12% (Bergerud, 1971)。

捕食的调节机理

要概括出捕食对被捕食种群的影响几乎是不可能的，因为如前所述，这种影响一定程度取决于许多可变的相互作用。如果被捕食者本身种群增加，实际上被捕食者的增加能充分满足捕食者，那么至少在理论上捕食者能够调节被捕食者种群，反之亦然。但对此有些不同的解释，只有当被捕食的密度增加时，每个被捕食者个体的平均危险率才增

来。因此，这些针叶树的繁殖取决于松鼠吃掉球果和种子从球果上掉下来的时间差而定 (Smith, 1970)。

纽芬兰岛上驯鹿的近代史与大陆上驯鹿的近代史很不相同。由于狼的捕食以及印第安人和白人移民的大量狩猎，在十九世纪中期驯鹿减少到100—150只。当狼被消灭和印第安人在此消失之后，驯鹿在1895年到1900年间数量达到最高峰。其时，捕食者猞猁在十九世纪是极其稀少的。自从雪鞋兔引进该岛以后，在1896年雪鞋兔和猞猁两者的种群都达到高峰。1900年以后雪鞋兔下降，留下的大量猞猁没有足够的食物来源，于是猞猁显然转向小驯鹿。

驯鹿对夜间伏击它的捕食者缺乏防备。它们生小鹿时群集和身边抚养幼鹿的习性，是对狼的良好防御，但对猞猁的防备就差了。近年来，在纽芬兰岛上驯鹿自然选择的结果，对猞猁的捕食有了抵御的方法。特别是阿瓦龙半岛上的驯鹿具有与别处驯鹿三种不同的行为特性：驯鹿没有特定的生小鹿的场所；

雌鹿生完小鹿以后不群集；生小鹿

加，调节才有效 (Nicholson, 1954)。如果捕食者或者拟寄生只是以“感兴趣的”被捕食者种群为食，而不以“极好”的被捕食者种群为食，捕食者和被捕食者种群都倾向于保持相对稳定，这是典型的补偿捕食。如果捕食者侵犯基本的原种，那么被捕食者减少。在捕食者高速度增加并有一定散布能力的情况下，捕食行为可能受到限制，甚至被捕食者种群局部灭绝，因而捕食的种群超过被捕食者种群。被捕食者的减少，使捕食者种群由于饥饿而急剧下降。如果某些寄主或被捕食者由于环境的间断性而不能被利用，波动受到抑制，在一定条件下捕食者-被捕食者系统自我调节。如果寄主或被捕食者失去任何控制，就会影响拟寄生和捕食者对它们的猎取，并且达到种群爆发的比率。在这些条件下，当被捕食者充足并达到泛滥的程度时，寄生虫或捕食者超过被捕食者是不正常的。

捕食者对被捕食者种群的影响日益成为一项研究课题，结果得到一些关于捕食者对选择被捕食者种群影响的资料。例如，水鸟在筑巢季节特别容易受到捕食者的攻击，栖息地明显地减少。以前用扩大筑巢地来补偿捕食。一项研究表明，捕食者能破坏鸭窝达89%之多 (Urban, 1970)。在着手对水鸟孵育区的捕食控制时，小鸭的生产增加了60%。捕食者控制区筑窝成功率为81%，未处理的地区成功率只有34% (Basler等, 1968)。

象许多啮齿动物一样，兔目（家兔和野兔）在食物供应低于标准时看来是不自我调节的。在不被捕食时，种群可达到耗尽食物供应为止；种群由于饥饿而衰败。一旦种群由于饥饿和疾病而减少，它能够有效地抑制捕食者。实际上，只有在由于灾难性死亡明显地减少被捕食者种群之后，捕食者才能控制啮齿动物和野兔的种群。例如， Clark (1972) 在研究长耳大野兔-郊狼关系时，发现在美国犹他州的库尔留 (Curlew) 山谷地区，郊狼是主要的捕食者，长耳大野兔是主要的被捕食者，长耳大野兔占了郊狼食物的75%以上。1963—1968年间长耳大野兔减少了66%，然而1970年增加了9倍。郊狼的数目在1963—1968年间减少了87%，而1970年增加了60%。在三年期间长耳大野兔种群是不多的，因为有一半为郊狼捕捉而死亡；1969—1970年间郊狼减少，显然长耳大野兔比郊狼增加得更快。由于郊狼迅速的减少和缓慢的增加，使得长耳大野兔能逃避捕食（参阅图10-7）。这个研究表明，捕食对调节被捕食者密度的影响是不大的。捕食与密度成反比。Keith和他的同事们(1973)

在对捕食雪鞋兔的研究中，断定捕食不能单独地停止种群的进一步增长或引起种群的衰落。

当捕食者是一种高度灵巧的犬属的狼（或郊狼），或是一种大的猫科动物，如美洲狮，捕食能降低有蹄类动物 (ungulates) 的种群 (Bergerud, 1971; Kuyt, 1972; Parke, 1972; Jordan, 1971; Hornocker, 1970)。实际上捕食主要的调节机理可以表现为大量食肉动物捕食的非补偿性质。鹿、麋和驯鹿明显地没有进化为固定种群的

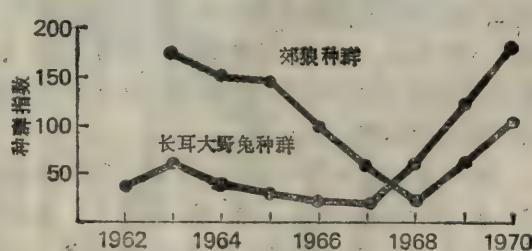


图10-7 1962—1970年爱达荷州(正文为犹他州。
——译者注)的库尔留 (Curlew) 山谷郊狼和长耳
大野兔种群每年的发展趋势，用种群指数来表示。
表明生殖率和郊狼种群由于食物基础的变动而出现
的变化。因为郊狼主要依靠长耳大野兔种群作为基
础，出现了郊狼和长耳大野兔种群之间密度的依
赖关系 (据F. W. Clark, 1972)

控制手段。Pimlott (1967) 认为,这可能是“因为它们是非常高效的捕食者,选择力迫使它们本身数量没有限制,但与致命性因素的进化途径和方法并进。”

正如动物捕食者影响脊椎动物和无脊椎动物的被捕食者一样,食草动物也影响着植物种群 (Randall, 1965)。在英格兰十二世纪传入的半驯养种类的兔,从十九世纪中叶以后传到部分农村。虽然英国生态学家Tansley早期的一些工作指出兔在白垩植物群上吃草而出现众多的种类,但实际上直到1954年以后才注意到兔的真正影响。当时多发性粘液瘤几乎把兔的种群一扫而光,使得捕食者对草原的压力不断减少。由于兔的死亡,禾草以惊人的速度生长,多年生种类大量开花,从未见过这样的景象。但是从此双子叶植物种类数量下降;几种植物排挤了其他植物而在草地上占优势,当这些植物长得愈来愈高出现自然荫蔽时,大大减少了禾草和双子叶植物营养体枝叶的数量 (J.L. Harper, 1969)。

同类相残

一种颇为特殊的、在种群内或在亲缘种种群之间进行的“竞争干涉” (competitive interference),称为同类相残 (cannibalism)。看来令人讨厌的是,同类相残通常是控制很多不同种的动物(包括鱼类、啮齿类、鸟类和原始的人类社会)种群的一种方法。在控制种群的所有方法中,同类相残就是控制因素的丰富和所控制种群的丰富密切相关。对同类相残来说,亲代原种的增加不仅是增加下蛋的数目,并且是在某一繁殖季节所生的幼鸟,随之不断减少幼鸟的存活。如果繁殖原种足够多的话,不管幼鸟大量增加,同类相残使繁殖实际上降到零。但是,同类相残作为种群调节的一种方式,只有少数种群才是很重要的。同类相残在自然界中很难研究的。粉扁甲虫 (flour beetle) 种群的自我调节方式是典型的同类相残 (Lloyd, 1968; Dawson, 1968),卵、蛹和原先繁殖的成虫由于被它们同种幼虫和成虫捕食,可能遭到的死亡率超过90%。

捕食和周期

种群内依赖密度和不依靠密度影响的相互作用与种间的相互影响是有联系的,尤其是捕食方面,这说明种群随整个时间波动,大部分波动是无规律的,只有某些种群的波动比预期出现的机会有规律得多,这些一般称为周期 (cycle)。二种最普遍的波动间隔,一种是3—4年,以旅鼠属为典型代表 (参阅图9-27);另一种是9—10年,以雪鞋兔和猞猁为典型代表 (参阅图10-8)。这些波动主要限于比较简单的生态系统,例如北方的针叶林和冻原。

多年来种群生态学家不断试图对这些周期作出解释,并且有人提出在前一章讨论过的几种理论。在种群之间的等级水平下,挑选食草动物吃植物和食肉动物吃食草动物的捕食作为原因。根据雪鞋兔周期波动的研究,Lloyd Keith叙述了雪鞋兔10年一个周期与植物-食草动物-捕食者相互作用的关系 (参阅图10-9)。当雪鞋兔密度达到最高峰,它们逐渐减少它们过冬食物的供应,这些食物大多是直径3毫米或更小的木本茎;这些木本茎大多是从上一季节新长出来的。当过冬所需要的牧草减少到供给种群越冬 (从9月到5月) 所需总量以下时,雪鞋兔种群和食物供应之间的关系成为关键。过度的放牧毁坏较大的茎并减少年生长,结果是冬季食物短缺而引起以后一个或几个冬天持续下降。

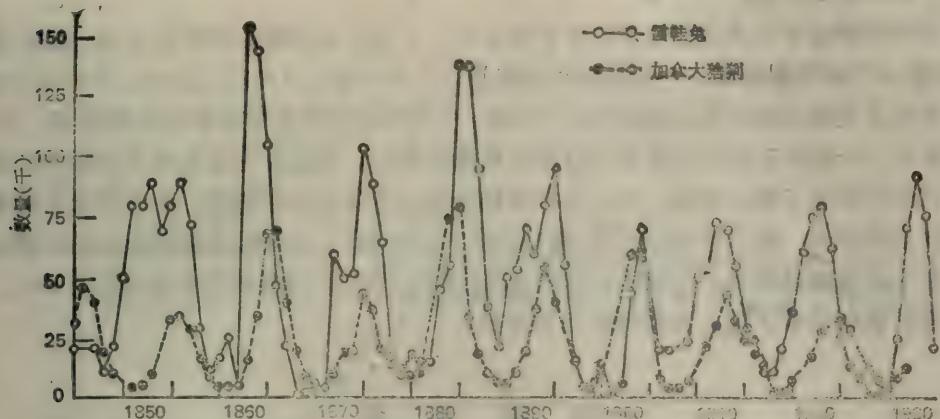


图10-8 北美北部的雪鞋兔和捕食它们的哈得孙湾的猞猁每10年出现的周期，根据回收雪鞋兔和猞猁的毛皮来列出这个周期（据MacLulich, 1937）

食物的减少引起隆冬季节幼兔的大量死亡，随之夏季的繁殖也必然降低。当兔的种群很多时，捕食者也变得非常丰富，幸存的兔更少，兔群的窝数大大低于当时能够维持的数目，这时捕食下降。当兔的种群快要枯竭的时候，木本植被开始恢复并积累生物量。面对兔的缺乏，捕食者转向翎领松鸡和别的被捕食者，但替代的被捕食者不能满足大量捕食者种群的需要，捕食者出现减少幼体的生产，幼体死亡率增加，并且大量迁移。由于减少捕食和冬季食物的充足，雪鞋兔的成体和幼体大量存活，出生率增加，兔的种群开

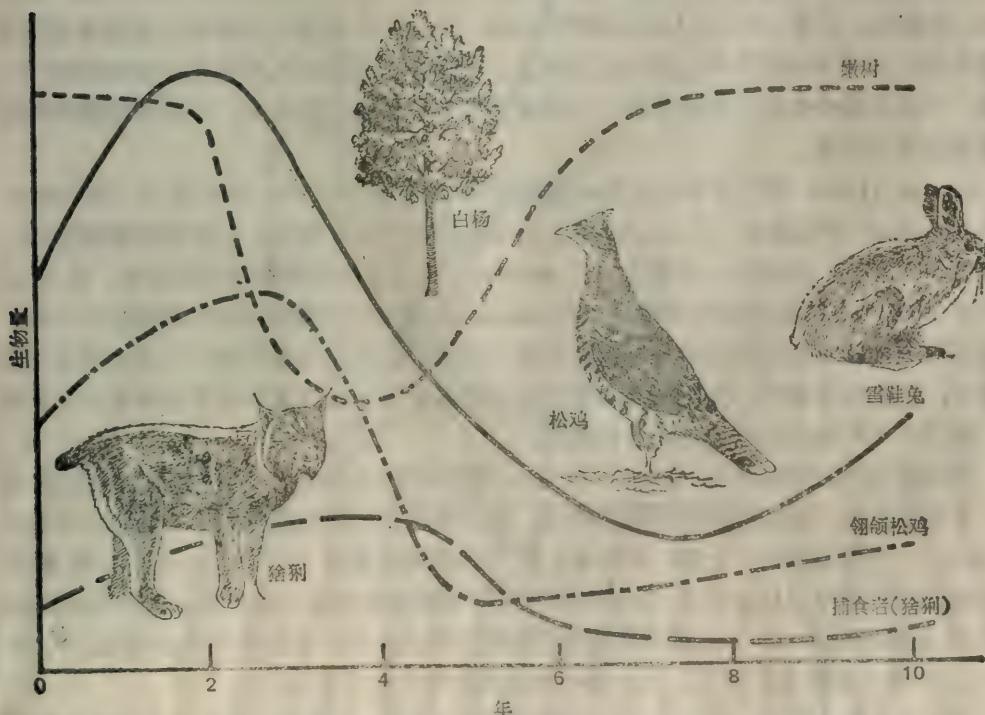


图10-9 雪鞋兔-捕食者-植物的周期图式，表示植被恢复的周期，雪鞋兔种群的生长和减少，捕食者种群升降之间的时滞（据L.Keith, 1974）

始一个新的生长时期。

这种解释对于北方森林地带的兔是适合的，但北方森林南部的雪鞋兔则不完全如此，有些呈现出周期波动，一些则没有这种波动 (Brooks, 1955)。James Tanner和他的同事们在美国田纳西州开始研究这个问题。在北方森林南部针叶林和接壤地带，雪鞋兔只有在一个始终不变的环境中才呈现出周期的波动，然而，它也是北方森林的特征。但是在那些环境不同的地带，存在多种植被类型，确实不发生周期。兔在很少植被覆盖的地区易受捕食，而占有良好栖息地的兔则可避开捕食。贫脊栖息地不断从良好栖息地扩散来的动物得以补充，但随后又被捕食者吃掉。当良好栖息地的食物供应不够时，兔的种群扩散和捕食下降，因而周期行为衰减。

种间竞争

在同一群落中的两个种寻找同一资源（如食物和空间），这些资源短缺（就寻找它们的数量而言），或通过相互作用的途径影响它们的生长和生存，这表明一个种与另一个种竞争 (compete)。虽然某些观点已经影响到生态学和进化的思想，但是种间竞争的实质和它们对物种的影响是生态学了解得最少和最有争论的领域之一。

种间竞争的理论

达尔文强调种间竞争 (competition) 或“种间斗争” (struggle between species) 的概念。后来 Alfred Lotka 和 Vittorio Volterra 根据一些食物的来源各自发表了用数学公式来表示两个种之间的相互关系。实际上，这些公式所表示的最后只剩下一个种，它最不易受食物不足的影响，或者最适应于环境条件的变化，或者更加精确地适应环境而幸存下来。

Gause (1934) 做了竞争的实验，他把两种草履虫——双小核草履虫 (*Paramecium aurelia*) 和草履虫 (*P. caudatum*) 分别放在试管中，加进一定数量的细菌食物。草履虫全部死亡，而双核小草履虫 (*P. aurelia*) 却成功地得到较高的繁殖率。但是在另一个试验中，草履虫和袋状草履虫 (*P. bursaria*) 放在同一的溶液中 (参阅图 10-10)，在这里两个种相对稳定。把细菌施放在底部，袋状草履虫只分布于底部；当细菌在溶液中悬浮，草履虫也悬浮。虽然两个种都供应相同的食物，但当食物位于培养液的不同部位，对另一个种来说实际上是无法利用的。

英国植物生态学家 J. L. Harper (1961) 用浮萍属 (*Lemna*) 的 4 个种做了类似的实验，单独生长时，在拥挤和不拥挤条件下，这 4 种植物有不同的生长率；当两个种长在一起时，一个种排挤另一个种；单独生长时，浮萍属的紫萍 (*L. polyrrhiza*) 种群的生长率比膨胀浮萍 (*L. gibba*) 高得多。当紫萍和膨胀浮萍一起生长时，膨胀浮萍排挤紫萍 (参阅图 10-11)。这些实验以及用溞属 (*Daphnia*) 和粉扁甲虫的实验 (Crombic, 1947) 最终也证明了 Lotka 和 Volterra 设计的数学模式。

除了这些研究以外，还提出了同一生态位 (niche) 的两个种不能占据同样的环境的观点，英国生态学家把它称为高斯原理 (Gause principle)，但是这个原理并不是

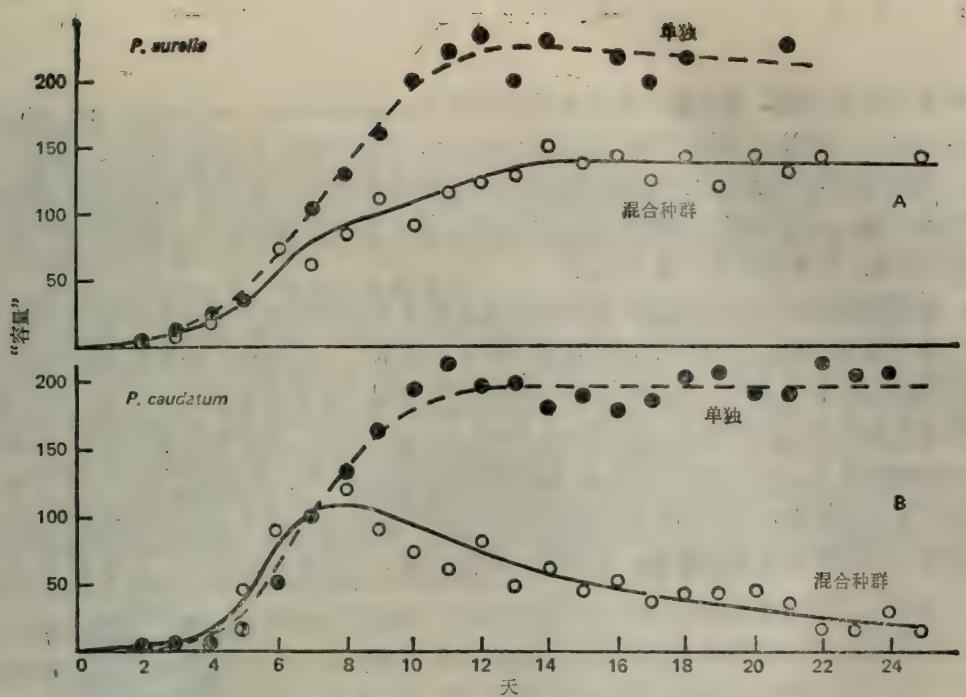


图10-10 两种相近的有纤毛的原生动物双小核草履虫 (*Paramecium aurelia*) (A) 和草履虫 (*P. caudatum*) (B) 单独生长和在混合培养中的生长情况。混合培养时双小核草履虫排挤草履虫，这是相互竞争的结果 (据Gause, 1934)

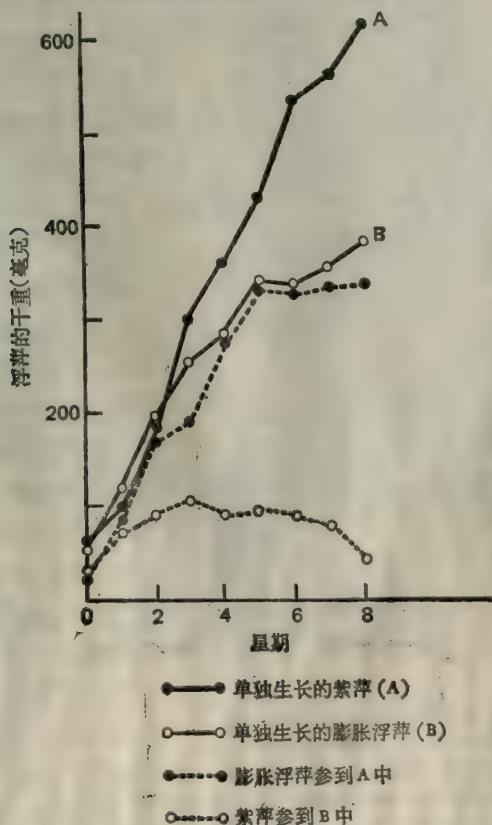


图10-11 图中表示植物存在的近似的竞争。J. L. Harper用两种浮萍 (*Lemna*) 的群体做实验，当单独生长时，紫萍 (*Lemna polyrrhiza*) 和膨胀浮萍 (*L. gibba*) 的生长速度相差不大，只是紫萍稍快一点。但混在一起培育时，紫萍排挤生长速度较慢的膨胀浮萍 (据J. L. Harper, 1961)

由高斯最先提出的。新近提出的竞争排斥原理 (competitive exclusion principle) (Hardin, 1960)，可以用如下简短的话表示：“所有竞争者不能共存”。实际上，这个观点是折衷的，如果两个非品种间杂交的种群正好占据同样的生态位，它们占据同样的地理区域，如果种群A比种群B繁殖稍为快一点，最后种群A完全占领这个区域，而种群B灭绝，获胜者则是“最合适”的。

根据实验来确定和证明自然界中的斗争虽然常常是困难的，但斗争肯定是存在的。就目前知道的而言，没有两个种具有同一的生态要求。一个种由于繁殖和存活的减少，能够使它的竞争者入侵。每个种生态上的细微的差别，开始可能算不了什么，但后来可能对这个种或另一个种有利。Thomas Park (1948, 1954) 用两种粉扁甲虫 (*Trilobium castaneum* 和 *T. confusum*) 做实验来研究种群的相互关系。他发现这两个种之间的相互作用十分复杂。两种竞争者的命运相当大的程度取决于环境条件，如温度和湿度，还取决于是否有寄生虫的存在，以及卵、幼虫、蛹、成虫数量的波动。竞争的胜负往

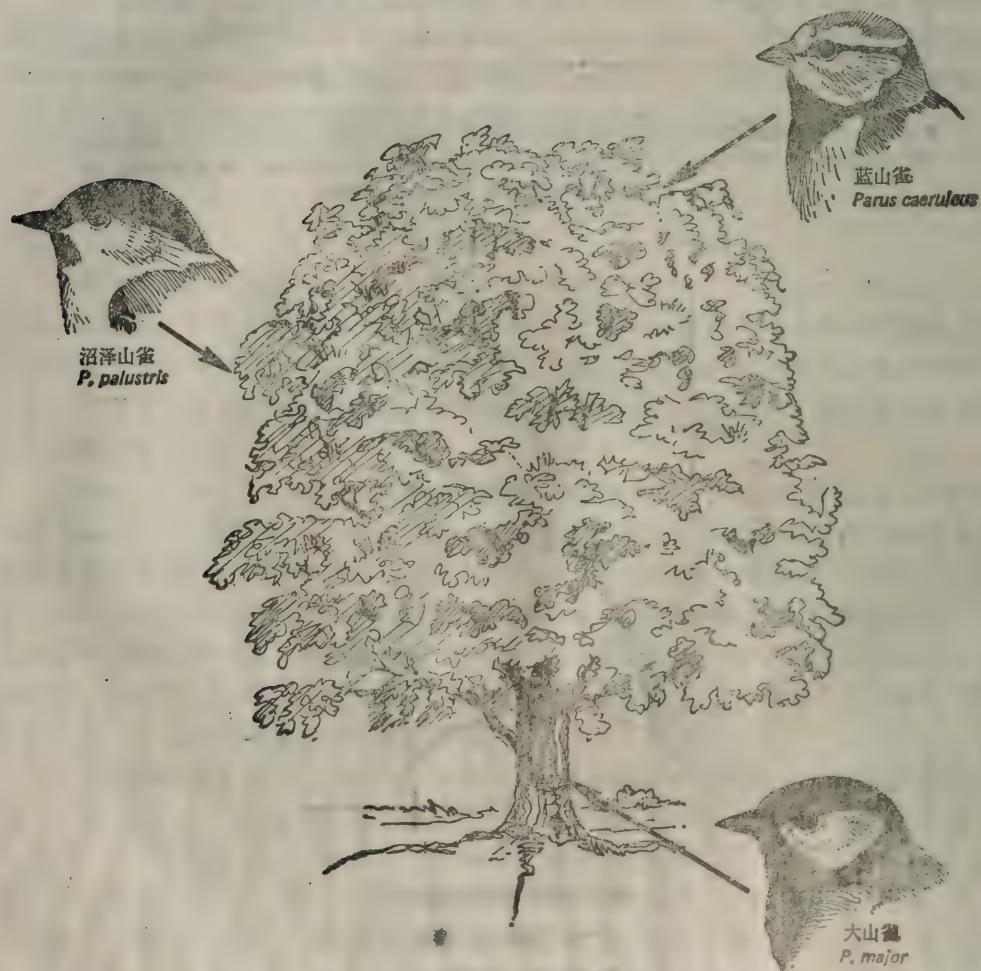


图10-12 英国栎树林中三种山雀 (*Parus*) 的觅食生态位。蓝山雀在树冠上部，特别是在叶子和嫩枝上觅食。沼泽山雀在较低的树冠和灌木层中觅食。大山雀主要在地面上觅食。由于三种山雀都以整棵树丰富的毛虫为食，夏天这里形成小生态位。它们觅食的范围取决于这样树各个部位毛虫的百分率（据Robert Gilmor的原图重绘，*Ecological Isolation in Birds*. ©Blackwell Scientific Publication, 1971）

往并不取决于生殖。

亲缘种或同属的种能在正常数量的同一群落中一起生活，因为生态适应性容许它们占有不同的生态位，它们有不同的进食方式，利用不同的食物，或者在不同的时间和地点以同样的食物为食。另一种竞争是为了避免由于食物过剩而超过正常的数量。只有当资源分配出现短缺的时候，竞争才是明显的。

以山雀属 (*Parus*) 为例，它们广泛分布于欧、亚、非洲和北美，主要以树叶、嫩枝上的昆虫为食，有时也觅食地面上的昆虫。山雀属有 9 种生活在欧洲，有 6 种正在广泛地研究，其中 3 种，即青山雀 (*P. caeruleus*)、大山雀 (*P. major*) 和沼泽山雀 (*P. palustris*) 生活在阔叶林中（参阅图 10-12）。初夏哺育小鸟期间，毛虫十分充足，它们都用毛虫来喂养小鸟，种间竞争减少。这三种鸟几乎全年在森林的不同部位觅食，并消耗不同的食物。蓝山雀体小，主要以栎树的嫩枝、芽、叶子和虫瘿为食，虫瘿通常由长小于 2 毫米的昆虫钻进枝叶里而形成的。沼泽山雀中等大小，它们在林下灌丛或在高 20 英尺以下的乔木的嫩枝上觅食，它们主要吃长约 3—4 毫米的昆虫，但也吃种子和果实。大山雀最大，主要觅食地面上 6 毫米以上的昆虫，也吃橡子、酢浆草的种子和榛子。在针叶林里这三种山雀的分布与上述情况相类似 (Lack, 1971)。

在植物中也存在由于资源减少而出现的竞争，例如把三种一年生植物大狗尾草 (*Setaria faberii*)、苘麻 (*Abutilon theophrasti*) 和宾州蓼 (*Polygonum pensylvanicum*)，种在一块犁过后闲弃一年的北美高原草原土壤中，每种植物利用土壤不同部位的资源

（参阅图 10-13）。大狗尾草有须根，这种浅根系容易吸收水分，在缺水的情况下它也能迅速生长；雨后由于水分迅速得到补充，甚至暂时萎蔫时，仍继续保持高效率的光合作用。苘麻 (*Abutilon*) 有主根，分枝少，伸到土壤的中层，中层在生长季节的早期有充足的水分，但以后可吸收的水较少，这种一年生植物在低水势也能继续进行光合作用。第三种是宾州蓼 (*Polygonum*) 有主根，上层中等分枝，下层根系发达，植物从下层不断吸收水分 (Wieland 和 Bazzaz, 1975)。

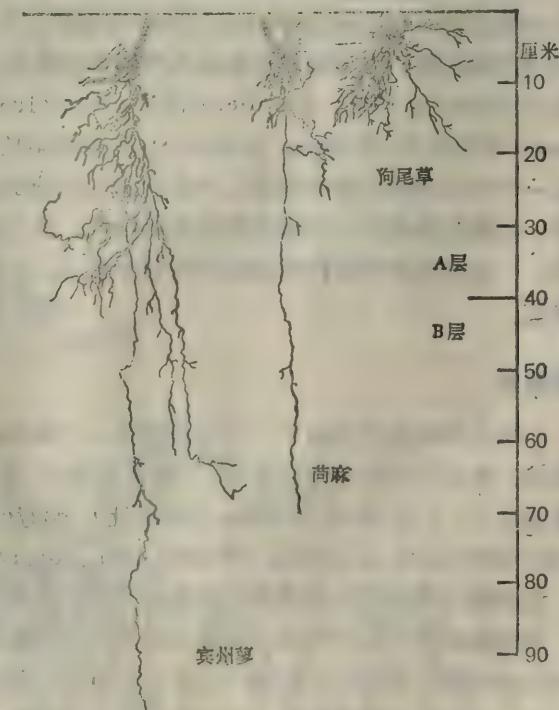


图 10-13 在一块犁过后闲弃一年的北美高原草原土壤中三种一年生植物的土壤资源分配，详见正文。 $A =$ 土壤的 A 层； $B =$ 土壤的 B 层 (据 Wieland 和 Bazzaz, 1975 © Ecological Society of America)

竞争的结果

种间竞争一般可能有下面三种结果：一个种被另一个种取代；两个种之间不稳定平衡；稳定共处或平衡。

稳定

如果物种竞争的结果是稳定平衡，则它们分享资源。在动物中通常成为种间区域性的特征，在这个区域内所有竞争种类分开，同一种类的所有活动几乎都是针对别的种类。北美洲西部淡水沼泽被红翅黑鹂 (*Agelaius phoeniceus*) 和黄头黑鹂 (*Xanthocephalus xanthocephalus*) 占据。这两种鸟的食物十分相似，它们以相同的方式利用同样的植物，这在种内和种间都限制种群。在一定面积内，鸟的总数是有限的，区域性竞争在种间进行。黄头乌鸦占据深水区，而红翅乌鸦只在岸边浅水区活动。每个种活动范围的大小受其他种存在的影响，当黄头乌鸦到来，早先到来的红翅乌鸦缩小它们的范围，如果岸边没有红翅乌鸦，黄头乌鸦则向岸边扩大其范围。

在自然界中大量地用试验来研究一些植物竞争的稳定情况，H. Leith (1960) 用多年生的黑麦草 (*Lolium perenne*) 和白车轴草 (*Trifolium repens*) 以镶嵌的形式混合移栽在牧场里，白车轴草可能侵入黑麦草占绝对优势的地块，而黑麦草则侵入白车轴草占优势的地块。Van den Bergh 和 De Wit (1960) 把黄花茅 (*Anthoxanthum odoratum*) 和梯牧草 (*Phleum pratense*) 在地块中按不同面积播在一起。然后他们对两个种头一个冬天后的分蘖率和第二个冬天后的分蘖率进行比较。在黄花茅茂盛的地块，梯牧草一定程度地增加；在梯牧草茂盛的地块，黄花茅也增加。这个试验表明，在混生试验中，一些混生种的种内竞争比种间竞争更大。在两个混生种中，稳定平衡由竞争的频率决定。

不稳定性

不稳定平衡通常是由一个种超过另一个种的结果。一般一个种的优势取决于它生活的某一特定时间内的环境条件。Park (1955) 在一个室内试验中研究粉扁甲虫，在正常条件下，*Trilobium castaneum* 生长比 *T. confusum* 多。但是，如果这两种竞争者都有孢子虫纲的寄生虫 *Adelina trilobii*，则 *T. confusum* 反而占优势。

在植物中更容易观察到某些不稳定平衡。从种子萌发到生长，植物需要的空间、光、湿度和营养不断地增加。愈是高效地利用资源的植物，生存的机会愈好。由于湿度和营养的限制，植物根系在同一土层中竞争。北美西部浅根的一年生禾草旱雀麦 (*Bromus tectorum*) 在早春生长，由于缺乏水分，季的、年的生长都缓慢。甚至连灌木也不能避免竞争 (Holmgrem, 1956)。干旱地区的植物，发芽后根系迅速生长对竞争是有利的。弱的植物被强的植物入侵后，强的植物超过弱的植物，最后弱的植物被排挤掉。

某些植物在合适条件下占优势，同时压制它们的伴生植物。大草原矮小的须芒草在多雨的年份中占优势，但在干旱的年份中几乎消失。侧麦格兰马草和蓝格兰马草伴生，这两种草由彼此伴生而变成其中一个种占优势。

排斥

为了争夺领域，竞争的结果往往是一个种排斥另一个种。于是每个种或大或小圈定生境，在那个生境中它胜过其他的种（参阅Connell, 1961）。在塞拉内华达山东坡生活着4种金花鼠：高山金花鼠（*Eutamias alpinus*）、黑松金花鼠（*E. speciosus*）、黄松金花鼠（*E. amoenus*）和小金花鼠（*E. minimus*）。每个种占据不同的高度带（参阅图10-14），界线的划分一定程度上取决于种间竞争。小金花鼠分布的上限取决于与入侵的占优势的黄松金花鼠的相互作用（Heller, 1971）。虽然小金花鼠能占据从北美艾灌丛沙漠区到阿尔卑斯山寒漠整个生态分布区，但在塞拉它的分布只限于北美艾灌丛生境。如果小金花鼠稍为超过气候带，它可以通过利用那里多出的能量和白天躲进洞里而生存（Heller和Gates, 1971）。因为北美艾灌丛分布区超过黄松金花鼠的气候带，它不能侵入到小金花鼠的分布区域生长。黄松金花鼠的入侵行为确定稀针叶林范围内黑松金花鼠（*E. speciosus*）的下限。黑松金花鼠食物丰富的隐藏生境同样也适用于黄松金花鼠，但交界的地方没有引起黄松金花鼠的入侵。黑松金花鼠的上限取决于高山金花鼠的入侵行为，高山金花鼠的分布只限于高山和塞拉的赫达逊氏带（Hudsonian zones）。因此，这4种金花鼠中有2种的分布一定程度受另外2种入侵行为的影响。

在竞争中，由于食物季节性减少，为了贮存和节省食物，高山金花鼠和黄松金花鼠很可能出现入侵行为。因为小金花鼠在炎热的北美艾灌丛荒漠中活动，不能适应新的环



图10-14 加利福尼亚州内华达山的横断面，北纬38°，表示东坡的金花鼠属（*Eutamias*）4个种的分布带和高度序列（横断面据Heller和Gates, 1971©The Ecological Society of America）

境，它不会出现入侵。黑松金花鼠生活在食物充足、植物丰富的环境中，对它来说入侵是毫无意义的，因此它也不会发生入侵（Heller, 1971）。可能由于捕食的原因，黑松金花鼠甚少变动而相当稳定，和积极入侵的种类形成鲜明的对比。

捕食、竞争和群落结构

由于野兔放牧影响植被，植被对放牧影响作出的相应反应，这种捕食与竞争主要影响群落内部种的差异。用人工控制牧场和对天然草原主要的放牧动物——绵羊的研究，进一步证明了这种观点（Jones, 1933; Milton, 1940）。这些研究结果否定了某些基本原理（Harper, 1969）。如果捕食者选择主要的优势种，那么，植物的多样性增加。冬天和春天过度放牧，则夏天植物最丰富而放牧不足，这在天然草场中是很普遍的，因此鹿、麋和其他动物冬天可能食物匮乏，而夏天放牧不足。种类丰富的植物群落保证食草动物种群的放牧，使它们大量发展。如果动物吃优势植物，过度放牧将使优势植物减少，并让动物不喜欢吃的其他种类占据地面。如果优势种是难吃的，那么放牧不影响它们的优势。如果食草动物受它的食物供应控制而不受捕食者控制，那么它能使植物种类成分减少并让其他的种侵入。由于放牧强度的增加，动物不喜欢吃的种类愈来愈多，最后只剩下这些种类并占满了整个地面，因此植物群落中种的复杂的平衡很大程度受放牧动物进食活动的支配。

如果食草动物不仅把植物作为食物，而且还捕食其他种类，那么捕食和群落结构之间的关系变得更加复杂，这不仅包括捕食，而且也包括种内和种间的竞争。捕食增加了争夺空间的强度和种的多样性，潮间上部的食肉动物海星（*Pisaster*）群落的迁移说明了这一点。在正常情况下被海星捕食的贻贝（*Mytilus californianus*）、藤壶（*Balanus cariosus*）和龟足（*Mitella polymerus*）在潮间带中部形成一个明显的分布带。由于海星的迁移，藤壶占据了整个区域面积的60—80%（Paine, 1966）。但一年内藤壶被迅速生长的贻贝和龟足排挤，底栖藻类和石鼈（chiton）、大蠣一起从这个海区消失。海星的迁移使种的多样性显著减少而种间竞争强度增加，在这种情况下，捕食有效地防止一个或两个种独占资源。

J.F. Addicott (1974) 试图验证Paine提出的假设，他研究了在水中瓶子草对原生动物捕食和竞争的影响。他的研究结果没有完全符合Paine的假设。不符合的地方是原生动物种间存在一定的竞争而相互影响。但是，捕食减少了每个种的数量而增加种间平衡。Addicott断定不同系统间的群落出现捕食。对捕食和竞争是否有反应，一些系统表现为增加两个种的数量并保持平衡；一些系统种的数量几乎没有什么变化，但对平衡和种的成分影响很大；另外一些表现为减少种的数量来调节平衡。

植物群落的成分可能受一个种超过另一个种的竞争优势的影响。澳大利亚牧场生长着两种牧草，一种是放牧价值较低的孔颖草（*Bothriochloa ambigua*），另一种是质量较高的扁芒草（*Danthonia spp.*），如果把这两个种的种子播种在一块空地上，由于孔颖草根比较发达，它成为优势种。但在已经被扁芒草占据的天然牧场中，除扁芒草由于过度的放牧而衰减之外，一般很少出现孔颖草属的入侵（Moore, 1959）。在其他的群落中，高的植物占着上层，得到较多的阳光，根的面积最大；它们下面的植物在荫蔽下

生长发育。如果优势植物过密，下面的植物不能更新，入侵植物更容易成为优势。

如果没有竞争，多数植物对土壤条件没有过高的要求。但是在自然界中这种情况是罕见的。更进一步来说，只有当植物能产生更多的能生长发育的种子，在它们适应的范围内占据一个位置，肥沃的地方较少竞争者才能在该地共同生存，否则该种被排斥。在条件较好的地方竞争效能低，过剩的植物将被消灭。但在较贫瘠的地方竞争可能再次出现。山栎（一种种子丰富的植物）在肥沃的土壤上生长得很好；但它在较贫瘠的地方最丰富，因为它被更加强有力的竞争者（如红栎或白栎）从较好的地方排挤出来。

其他的相互影响

不同种群的成员间存在其他的相互关系，它在种群生长中有积极的或消极的相互影响（参阅表10-1）。

表10-1 群体的相互关系

相互关系的类型	种A	种B
捕食	+	-
寄生	+	-
共栖	+	0
独生	-	0
互惠共生	+	+
竞争	-	-

0 无意义的相互关系。

+ 表示种群的积极相互关系。

- 表示种群的消极相互关系。

互 惠 共 生

两个种之间存在密切、永久和专一联系的状况称为互惠共生（mutualism）。这种关系对两个种彼此都有利。互惠共生的例子是植物的根与菌根的菌丝体共生。松、栎和山毛榉与菌根共生产生又短又粗的珊瑚状的根。这些根包着一个密集的真菌菌丝的鞘。

菌根主要有内生型和外生型两种类型。内生型是一部分菌丝穿入寄主细胞；外生型是菌丝在植物细胞间活动，在根外延伸成一个网状物。这些真菌利用根的碳水化合物，真菌向根提供无机养料和植物生长素。

外生菌根不是很普遍的，但是它们在温带和热带森林中起着十分重要的作用。它们补充松树和栎树根毛的不足。菌丝辐射状深入土壤及根周围的枯枝落叶层，菌丝帮助枯枝落叶腐烂，它们从土壤中吸收养料（特别是氮和磷）并输送到根组织（Zak, 1964; Marx, 1971）。它们给植物提供水分，产生植物生长素抑制根的伸长，以形成新的、分支的吸收根（Hacsaylo, 1971）。

真菌对寄主的生理影响反而促进养料的供给和能量的转换。菌根增加根吸收养料的

能力 (Voight, 1971)；提供选择性离子的吸收和积累，调剂贫瘠土壤中的养料，帮助无法利用的物质变成可用的，特别是帮助硅酸盐物质的转化 (Voight, 1971)；把养料直接输送到高等植物的疏导组织。另外，菌根利用根的碳水化合物和其他抑制病原体的化合物，来降低寄主受病原体侵害的易感性，它们分泌抗菌素，促进根产生化学物质来抑制病原体 (Marx, 1971)。根也不断向真菌提供简单的碳水化合物。两者之间保持平衡关系。光或提供营养的一些变动都会使真菌缺乏碳水化合物和硫胺素；如果光合作用中断，菌根的产物也就停止。因此，连续供应的代谢物的任何变化或不平衡都将削弱或破坏这种关系。

互惠共生通常称为共生 (symbiosis)。实际上共生的意思是“生活在一起”，包括互惠共生 (mutualism)、共栖 (commensalism) 和寄生 (parasitism) (参阅 Henry, 1966)。

共 栖

两个种之间经常存在这样一种关系，它对一种有利而对另一种既无利也无害，这种关系叫做共栖。附生植物 (epiphyte) 如兰花是共栖的一种，这些植物生长在树木的枝上，在那里它们更容易得到阳光；它们的根从潮湿的空气中吸收营养。另一种附生植物是地衣：生长在南方花彩的栎属植物上的“铁兰” (spanish moss) 和北方针叶林的“松萝” (old man's beard)。所有这些附生植物只能依靠树木来支持。通过光合作用来制造它们自己的养料。动物的共栖有藤壶，它们附着在鲸鱼的背上或螃蟹马蹄形的壳上。䲟 (remora) 侵入到鲨鱼腹内，利用鲨鱼的脊鳍在头顶上巧妙地形成一个吸盘；它们不仅可以自由乘坐鲨鱼，而且也以鲨鱼猎物的碎片为食。在亚利桑那州，机灵的鶲利用啄木鸟在 *saguaro cactus* (一种高大的仙人掌) 茎上挖的洞来筑巢。许多动物的洞穴可能被其他动物占据，土拨鼠的洞被美洲产的白尾棕色兔所利用，麝鼠堤边的洞穴被水貂占据。

独 生

和共栖相反的是独生 (amensalism)，独生是种群独立生活不受影响，它明显地抑制另一个种群。由于周围环境的改变，生物生存的机会增加。独生一般包括与其他生物化学相互作用的一些类型。一种生物影响另一种生物个体或种群生物学的健康和生长，这种相互作用叫做交互化学作用 (allelochemical effect) (参阅 Whittaker, 1975, Whittaker 和 Feeny, 1971)。象酸碱这样的无机抑制剂可以降低生物 (特别是先驱生物) 对养料、光和空间的竞争。比较简单的生物产生的毒素是化学抑制剂的另一个来源。在自然群落中大量产生的次生代谢物质，大部分是无毒的；但有些物质影响群落的结构。另一类是抗生素，一种强烈的抗微生物剂。某种生物产生的某些物质只需很少的量就能抑制其他生物的生长，甚至把它们杀死。植物的分泌物也能防止动物吃这种植物。

植物的抑制化合物多数是以次生代谢物质的形式产生，通过根或冲刷叶子释放到土

壤。高等植物释放化合物抑制生长在文献中叫做植物毒素抑制 (allelopathy)。

在荒漠灌木群落中有一种硬灌木，多少放出各种有毒的酚类化合物，通过雨水渗进土壤。这些物质抑制一年生草本植物种子的萌发和生长 (McPherson 和 Muller, 1969)。另一种通常侵入草原的软灌木，放出象樟脑一样的芳香族萜类化合物到空气中。这些芳香族化合物被土壤颗粒从大气中吸附。在干旱的季节里它们在一定的粘土中浓集，能够完全抑制草木植物幼苗的萌发和生长 (Muller 等, 1968)。灌木入侵的地块由于草本植物生长减少，结果出现宽阔的很少草本植物的地带 (Muller 等, 1968; Muller, 1966)。

由渗出物放出的酚酸和死根腐烂产生的抗生素影响土壤微生物，如禾本科的三芒草 (*Aristida oligantha*) 抑制细菌和固氮的蓝藻，这些植物使老牧场的土壤保持低氮。由于保持低氮，因此其他种类的植物不易侵入该草原 (Wilson 和 Rice, 1968)。通常在同一个门内，不同的藻类细胞外产生物质，抑制其他藻类种类的生长。开始一种藻在水体中发展很快呈现优势，后来由于它们自己细胞外产物的积累，稠密的藻类种群突然死亡，这是由于自身中毒。霉菌、放线真菌和细菌也能产生抗生素，很少量的抗生素就能抑制其他生物的生活。生物之间的这种关系应用于医学，用这些化学物质与细菌和病毒的感染作斗争。

寄 生

寄生 (parasitism) 和共栖都是两种动物生活在一起，它们的差别只在于寄生是一个种从另一个种中得到营养。严格地说，就是寄生虫从较大的寄主组织中吸取营养，一种弱的依附强的情况。典型的寄生虫作为捕食者并不杀死它们的寄主，除非寄主由于再次感染而死亡。它只使寄主生长受到阻碍、衰弱或不育。但不能严格地划分，因为许多寄生昆虫的幼虫从它们寄主的组织吸收营养，幼虫变态后已把寄主的软组织耗尽。这些寄生虫作为捕食者，其吸取营养的方式大体上是相同的。这些寄生虫用于昆虫的生物防治。

寄生物为适应利用它们的寄主而表现出极大的多样性。寄生物可以是植物也可以是动物；它们可以寄生于植物或动物中，或者两者都寄生。它们可以出现在寄主的体外（外寄生物），也可以生活在寄主体内（内寄生物）。有的是整生寄生；也有的只是一段时间寄生。后者可以是成体时寄生，幼体时不寄生，或者幼体时寄生而成体时不寄生。它们演变为几种方式侵入它们的寄主，甚至同时利用几个寄主进行传播。它们具有各种形式的运动，从纤毛的自由游泳到依靠其他动物的运动。在寄主那里它们以不同方式维护自己。象绦虫这样的一些寄生虫适应于通过体壁直接吸收寄主营养的简单方式，因此不需要很长的消化系统。生活在动植物体内的寄生物有角质层或发展成包裹来抵抗寄主消化酶的作用。

寄生物可以限定于一个寄主。一些鸟类的寄生虫，特别是绦虫，只能生活在特殊的目或属中（参阅 Baer, 1951），分类学家把这种特性作为区分种、属和科的证据。另外一些寄生物生活在寄主的特定的生境中，蛔虫生活在消化道的十二指肠附近，土壤线虫生活在植物的小根中。一些寄生物的整个生活周期都生活在寄主中；还有一些需要一

个以上的寄主。白尾鹿的脑寄生虫 *Pneumostrostrongylus tenuis* 需要两个寄主，它的第二个寄主是生活在草中的蜗牛或蛞蝓。放牧时，鹿吃了已经感染的蜗牛或蛞蝓，在鹿的胃里，幼虫离开蜗牛，它穿过鹿的胃壁进入腹膜，再入脊髓，大约经过10天潜伏，然后开始传染。在脊髓里，幼虫继续生长，40天后，这些寄生虫占据脑周围的空隙。长成成虫时，它们在脑中交尾和产卵，卵可能孵化，也可能不孵化。卵和幼虫通过血液流到肺。在肺里幼虫进入气囊，咳出，咽下，最后随粪便排出。在体外，幼虫必须被蜗牛或蛞蝓吸收，才能在正常状况下继续发育一直到传染阶段，这过程大约需要20天。如同大多数寄生虫与寄主的情况一样，鹿和脑寄生虫相互容忍共存，鹿没有遭受严重的传染。这种脑寄生虫在麋中却有不同的经历，下面将要讲到。

在植物的寄生物中，锈菌需要第二个寄主。当松树疱病锈菌传染给五针松，侵入针叶并在叶里生长，再传到树皮，而形成纺锤形的溃疡。经过2—5年，带有橙黄色孢子的疱病进入茎，释放出许多孢子，这些孢子只侵染茶藨子的叶子。真菌产生黄褐斑点，这是只能侵染松树的孢子。这些孢子不象五针松产生的孢子，它们是脆弱和短命的，只能传播900码远（1码=3英尺）。受一个以上寄主支配的寄生物，可以通过消灭它的中间寄主（如茶藨子）来消灭这种寄生物。

成功寄生的代表是介于两个种群之间的那些寄生物。寄生物和寄主由于长期生活在一起，在对它们两者都有利的情况下，它们发展成一个低级的、整个侵染体相互克制的种类。但是如果条件变得对寄生物或者寄主有利，或者寄主受到一个新的寄生物入侵而不能抵御，那么条件对寄生物或寄主都变得更坏。

例如，从前白尾鹿和麋几乎占领了整个区域，白尾鹿栖居于落叶林，麋栖居于北方针叶林。当人们砍伐和烧毁针叶林时，白杨和白桦代替了针叶树。鹿扩展到新的分布区，带有脑寄生虫的鹿与麋的联系更加密切，麋因感染新的寄生虫而死亡。

疾 病

在生命过程中即使机能协调时，受侵害的动物也是处于不健康的状态。破坏协调引起功能失调，称为疾病（disease）。引起疾病的原因一种是寄生虫，另一种是生理紧张，营养不足和毒物同样也能引起疾病。但是更多的是由细菌、病毒和真菌传染引起的疾病，它们是活的有机体，从更大的寄主组织中得到养料，从生态学的观点也可以看作是寄生。病菌的另一种形式是它们在动物一生中都存在，当身体抵抗力下降或缺乏时，它们变得有活力，一旦进入躯体成为高度的传染。一些动物对某些传染病产生免疫力，是动物有效地防御传染病的一种适应性。

植物病害大多是由真菌引起的；某些病害，例如板栗枯萎病，是通过种群迅速蔓延的，要消灭它，就要改变群落的成分。这种迅速蔓延和毁灭性的疾病是特化的，它到另一个种群不能引起疾病。

动物疾病主要是由细菌和病毒引起的。细菌可以引起组织局部的炎症，它进入血液，产生强烈的毒物，通常称为毒素。病毒引起的疾病可能由于继发感染而变得复杂。由细菌和病毒引起的疾病，通过直接接触或昆虫作媒介可以从野生动物传染到家畜，例如土拉菌病、脑炎和狂犬病。

疾病虽然很普遍，但只有出现流行性时才变得严重，当寄主种群旺盛时，常发生流行性病。疾病蔓延能够减少种群，但它不可能是种群减少的主要原因。种群增加，可能降低动物体内抗体的形成和身体其他防御能力，炎症增加，对疾病的易感染性也增加，因此疾病可能不是由于种群衰落引起的，而是种群旺盛的结果。

寄生、疾病（特别是传染病）能使种群减少，局部地消灭它们，或者限制寄主的分布。欧洲人首先发现了夏威夷群岛并移民，整个夏威夷群岛从海岸到植被的上限线栖息着鸟类。热带的夜蚊亚种在1826年偶然传入夏威夷。这种蚊迅速地传遍整个群岛的低地地区，并且通过低地鸟的种群传染鸟痘和其他原因不明的疾病，结果当地特产的镰翼鸟从低地到海拔600米的地方消失了（Warner, 1968）。这些鸟类的种仍生活在（一部分被消灭）限于海拔600米以上的地带，在低海拔的栖息地则不能生存。把镰翼鸟带到低海拔的地方，它们死于疟疾或鸟痘。因此夏威夷群岛高海拔的森林是这种鸟类免于疾病的生态庇护所。

疾病和寄生物与它们寄主的相互关系是一种进化的表现，如果寄主建立新的防御，那么寄生物就发展新的品系。引人注目的例子是人工培育或被人“发展”的杂种，在培育玉米杂种的品种中，杂交种在均质的细胞质内出现了核的变化，利用这种变化使它们在细胞质内产生雄性不育——它的特点是不需要在种子田里为玉米除去穗状雄花。一种特殊的玉米细胞质，得克萨斯州雄性不育的TMS广泛地培育成为许多品种，但TMS容易感染引起南方玉米枯萎病的T类病毒。1969年在玉米主要产区佛罗里达州这种病蔓延，80%以上的TMS的杂交玉米地块的植株高度感染。不受感染的杂种有雄性能育的细胞质抵抗T类病毒。这种危害人的病毒由谷类植物的新品种或宗（race）传染。问题是当疾病发展成为带病毒的品系时，如何保持作物高度的遗传学上的差异，使基因库保存的有抵抗力的种类能够繁殖。

群居寄生现象

寄生关系的另一类型是群居寄生现象，寄生物把它的幼体强加给寄主抚育。

群居寄生现象出现在一些高级的脊椎动物的不同发育阶段，著名的是鸟的非专性和专性两种卵寄生现象。非专性的（nonobligatory）卵寄生是一种鸟虽然自己有巢，它们却在其他鸟类的巢里下蛋，如杂色嘴的鵙鹟，黑嘴和黄嘴的布谷鸟，鹑和环颈雉。环颈雉在其他鸟的巢下蛋是著名的，在下蛋的巢里，它们并不孵卵。同样著名的是水鸟，特别是红头和微红的水鸭，已知有21种水鸭不在自己的窝里下蛋（Weller, 1959）。约有5—10%的母鸭是非寄生和早下窝，其余的在一定时期或别的时期寄生，它们一半以上的时间半寄生和在自己的窝里，其余时间完全寄生。

卵寄生现象主要有牛鸟和欧洲的布谷鸟，这两种鸟都丧失筑巢、孵卵和抚育雏鸟的本能。专性寄生（obligatory parasite）是寄主种离巢时寄生种在它的巢里下蛋。牛鸟通常在下蛋的前一天把离巢寄主的蛋移走一个，第二天它在巢里下一个蛋来代替，然后习惯地由欧洲布谷鸟进行抚育，幼小的牛鸟在巢里不受排斥。群居寄生现象的另一类型是从其他种掠夺养料。秃鹫在空中捕捉鹗，而鹗袭击水面上的鱼。海上的Jaeger和贼鸥、黑鸥、鸟鹰捕捉海鸥，而海鸥抓鱼。

群居寄生现象和疾病一样，能损害寄主，使最初与群居寄生物接触的寄主遭受其害，如对柯特兰鸣禽发展的影响（Mayfield, 1960），柯特兰鸣禽一个残存种，栖居于北部低纬度的密执安州大约100平方英里的茂密的班克松中。在白人殖民者到来之前，柯特兰鸣禽仅分布于一片200英里的森林地带，它与中央平原寄生的褐头牛鸟（一种与食草动物密切联系的鸟）隔离。当移民开垦森林并带来了食草动物时，牛鸟分布到班克松林区的东部和北部，和其他的鸟类不同，柯特兰鸣禽对牛鸟不戒备，例如下蛋，筑新巢代替旧巢，甚至与牛鸟一道成功地抚育雏鸟。柯特兰鸣禽的筑巢季节较短，孵卵期比牛鸟长一、两天，因此，当鸣禽孵卵时，幼小的牛鸟已经从蛋里出来。结果有55%的巢出现群居寄生，刚会飞的鸣禽的数量减少36%，由于牛鸟的影响使鸣禽保持低水平。从六月到下一年六月的一年中幸存的鸣禽或鸟大约是60%。巢产生会飞的鸟的比例是1.41（正常的比例是2.2），头一年必有57%存活的鸣禽来补偿成体的损失——这几乎是不可能做到的。牛鸟有规律地控制鸣禽的繁殖范围，以减少现有的寄生现象和提高筑巢成功率。

摘要

不同种的种群之间的相互关系和种内关系一样，在种群调节中同样是重要的。在许多情况下，种群的相互关系纠缠在一起以致很难把它们分开。在种群密度很大和个体受压的情况下，疾病流行。实际上寄生现象和共生差不多，是两种动物生活在一起，但它是一个种在损害另一个种的情况下得到养料。群居寄生现象也相当普遍，一种鸟（寄生物）把它的蛋下在另一种鸟（寄主）的巢里进行孵化。成功的寄生现象表现为两个种群之间达到一定程度的妥协。寄主和寄生物发展成为低级的、广泛传染的相互忍受的种类。捕食者—被捕食者和拟寄生—寄主系统也是长期进化过程的结果。该系统两个种群之间存在着密切的关系。在许多动物种群中，尤其是无脊椎动物，捕食的强度与被捕食者的密度无关，但与捕食者的密度有关。如果被捕食者的密度增加，捕食者可以得到更多的猎物（功能反应），捕食者可能变得更多（数量反应）。这种相互作用可能引起捕食者和被捕食者种群之间的波动。如果环境变化，一部分被捕食者不能被利用，那么捕食者减少，在一定条件下捕食系统进行自我调节。在另一个捕食者—被捕食者系统中，捕食者大量得到被捕食种的个体，被捕食者在栖息地超出支持能力和群居行为所规定的最小量，这时是补偿的关系，被捕食者用繁殖来补偿它们的损失；捕食者由于过剩（超过支持能力）才进行小的调节，对被捕食者种群产生影响。

不同种的种群之间还存在另外一种关系：种间竞争。由于竞争而排斥，简单地说就是“所有竞争者不能共存”。如果两个不可杂交的种群占据同一地理区域的同一小生境，而且如果一个种群繁殖比另一个种群快，前者将占据这个地区而后者将最终消失。通常竞争不是两全其美的，竞争的结果是一个种被另一个种代替，种之间处于不稳定平衡，或者具有某些分配资源稳定共存的特性，一般由限制给食的小生境或由种间的区域性来实现。

捕食和竞争的相互作用能影响群落的结构和种的多样性。捕食也能减少种间竞争者的种群，某些不同的竞争者能够共存。种间竞争由于捕食的加剧而出现某些种的优势，减少种的多样化。

〔曾建飞译 郑慧莹校〕

第四篇

生态系统的多样性

水生生态系统——淡水生态系统
水生生态系统——海洋生态系统
陆地生态系统

水生生态系统—淡水生态系统

第十一章 湖泊和池塘

湖泊是积蓄着静水的内陆洼地。湖泊的大小可不同，从小于1英亩的小池塘到几千平方英里的大湖不等。它们的深度变幅从几英尺到5000英尺以上。但是池塘只限于小的静止水体，它是如此之浅，以致有根的植物都能在大部分池底上生长。大多数湖泊和池塘有出口河道，在自然景观上，它们或多或少是暂时性的，因为不管是如何缓慢，淤塞必然会发生。

湖泊和池塘的成因有好几种。北美洲的一些湖泊，是由冰蚀作用、沉积作用，或是由这两者共同作用形成的。在高的山谷坡地，冰川磨蚀形成了盆地，这种盆地由于降雨和融雪而蓄满了水，产生冰斗湖。后退的山谷冰川留下了新月形的岩屑冰碛坝，把水拦截住。覆盖北美洲东北部和欧洲西北部许多地区的冰碛层上，形成了很多浅的锅形湖和锅穴。在水流缓慢的河床中，泥沙、漂木和碎石的沉积，也可以形成湖泊。蜿蜒曲折地穿过平坦谷地和泛滥平原的河流会引起割切作用，河流的环形段可形成新月形的牛轭湖。由于山地的隆起或崩裂，以及岩层的位移而引起的地壳移动，使部分谷地下陷，发育成蓄满了水的洼地。死火山的火山口也可能蓄满水；山崩可能堵塞河流和谷地而形成新的湖泊和池沼。然而，在一定的区域内，所有的自然湖泊和池塘有相同的地质学起源和相同的一般特征，但由于形成时的深浅不同，它们可能代表着几个演替阶段。

很多湖泊和池塘是由非地质活动形成的。河狸堆坝堵塞河流会形成浅的、但常常是宽广的池塘。人类为了发电、灌溉和蓄水，用拦截江河的方法有意识的修建人工湖；或者为了供水、养鱼和养植野生动植物，用修小池塘和沼泽湿地的方法，有意识地修建人工湖。采石场和露天矿蓄满水后形成了另一种池塘。

湖 泊 的 特 征

相对静止的湖水和池水所形成的环境条件，与流水中的环境条件显著不同（见第十三章）。光线只透射至一定的深度，透射的深度取决于湖水的混浊度。水温随季节和深度而发生变化。由于只有比较小的一部分湖水与空气直接接触，又由于在湖底进行着分解作用，因此，湖水的含氧量比流水的低。在一些湖中，湖水的含氧量随深度而减少。

但是，也有很多例外。湖水中的氧、光和温度的这些变化层次深深地影响着湖中生物的分布和适应性。

温 度 成 层 现 象

许多湖泊和池塘的水每年都经历了温度的季节性变化（见图11-1）。在早春，随着冰的融化，表层水由于太阳的照射而变暖。当表层水达到 4°C 并且密度变得更大时，形成一种轻微的暂时成层现象，从而引起对流。再加上春天大风的影响，这些对流使整个湖盆的水发生混合，直到湖中的水都同样是 4°C 为止。这时，甚至最轻微的风都能引起一种湖面和湖底之间的环流。这就是春天的湖水对流。这时候湖底的养分、上层湖水的氧以及其中的浮游生物在整个湖中混合起来。

随着夏天的到来，太阳照射的强度增加，表层水的温度也随之升高。表层水的温度越高，它和较深水层之间的密度差别就越大。由于热量的密度梯度抵消着风的能量，使湖水的混合变得比较困难。结果形成了阻碍混合的障碍或墙。温暖的、自由地环流的、温度梯度小而变动不定的表层水，叫做湖上层（epilimnion）（见图11-1c）。这一水层的下面是温度急剧降低的水层，叫温跃层，在这一水层内，温度下降最迅速，每1米深度下降 1°C 。再往下是下层滞水带，它是深的和冷的水层，这一水层的温度下降缓慢。

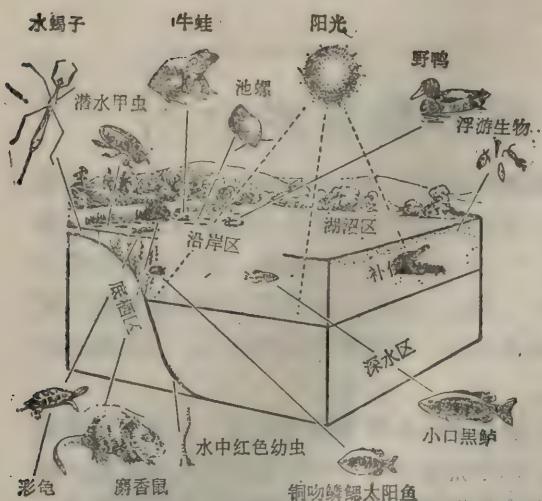
随着秋天的到来，气温下降。表层水通过蒸发、对流和传导作用向大气散热。表层水的温度下降，温跃层下降，湖上层厚度增加，直至遍及全湖。从表层直至湖底，水温再次均匀一致。湖水发生环流，氧和养分在整个湖中再次混合。这就是秋天的湖水对流。由于最轻微的风也能引起搅动作用，所以这种湖水对流可以持续至湖水结冰。

当表层水冷却至 4°C 以下时，就变得更轻，停留在表面。如果气候足够冷，表层水就冻结，或者非常接近 0°C 。这时可能形成轻微的相反的成层现象。随着深度的增加，水变得更暖，直至 4°C 。紧靠在冰层下面的水可能由于太阳的辐射透过冰层而变暖，使水的密度增加，随后流向湖底，与由湖底淤泥传来的热所加温的水相混合。结果，即使湖水总的稳定性并没有被扰动，但在湖底却形成了较高的温度。随着春天冰的融化，表层水又重新变暖，水流无阻碍地流动，于是又发生春天的湖水对流。

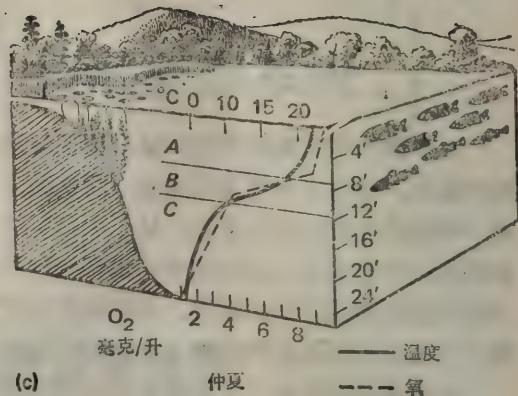
上面所说的是温度成层现象季节性变化的一般图式，决不能认为各种深度的水体都是这样。在浅的湖泊和池塘，可能发生短期的暂时性成层现象；在另一些湖泊和池塘中，可能有成层现象，但没有形成温跃层。在一些很深的湖，温跃层在湖水对流期间可能仅仅变得不太明显，并没有完全消失。在这种湖里，湖底水从来就没有和上层水混合过。但是，某种形式的热量成层现象存在于全部非常深的湖中，包括热带地区的深湖。

氧 的 成 层 现 象

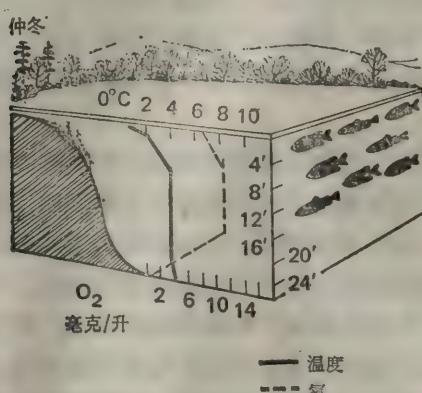
夏季，氧的成层现象和温度的成层现象几乎是一致的（见图11-1c），尽管它也同样有例外。一般说来，近湖面处湖水和大气间发生交换，并因风而产生某种扰动，氧的数量最多。含氧量随深度而降低，降低的部分原因是由于分解生物的呼吸作用造成，



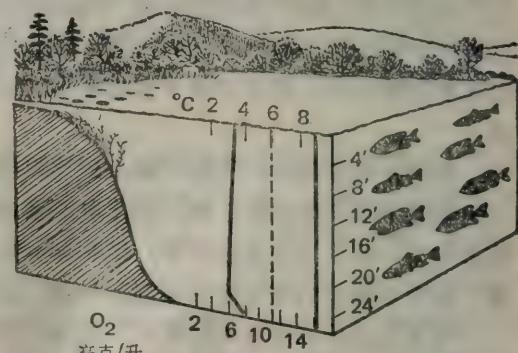
(a)



(c)



(b)



(d)

图11-1 这些图概括了氧和温度的季节性成层现象对湖中生物的影响。(a) 仲夏期间湖中各主要区——沿岸区、湖沼区、深水区和水底栖区的一般图式。补偿层所处的位置是在对于光合作用来说光线太暗的地方。湖的四周是湖相群落的各种代表性生物类型。(b) 仲冬期间湖中氧和温度的分布及其对鱼类分布的影响。分布范围狭小的鱼类有鲑鱼，代表着冷水性鱼类，鲈鱼的黑影代表暖水鱼类。(c) 在仲夏有明显的成层现象：A，变温层；B，温跃层；C，下层滞水带。(d) 在春天和夏天湖水对流期间，氧和温度曲线几乎是直线。此图是一般的图式，不能代表特定的湖。

分解生物以从上层湖水沉降下来的有机物质为食料。在一些湖中，从湖面到湖底含氧量的变化很小，每一水层都会饱含氧，饱和量与温度和压力有关。在少数湖中，湖水非常清澈，以致光线透射到温跃层以下的深度，使浮游植物可以在那里生长发育。由于光合作用，深水层的含氧量可能比表层水还要多。

在春天和秋天湖水对流期间，当湖水在整个湖中重新循环时，深水中的氧得到补充，养分被翻到上部水层。冬天，在没有冻结的水中，含氧量降低得很少。由于细菌的分解作用减弱，水温很低，所以保持着最大的含氧量。但是，在冰层下面，氧的缺少可能很严重，可能导致在严冬时鱼类窒息至死。

潮流和静振（湖面波动）

氧和温度的成层现象、温跃层的深度和状况、养分的循环以及生物的分布全都受潮流的影响。可以观测到的最明显的湖水运动是由于风压作用于湖面和池面而引起的水面行波。除了对湖滨线和湖滨生物的影响外，水面波浪在生物学上并不很重要。更重要的是驻波，或者叫静振（saches），这一术语来源于法语，意思是干燥的、暴露的湖滨线。这些静振是由于水围绕着一个点或一个中心点摆动而引起的。

静振有表面静振和内部静振两种。风吹过水面，大阵雨，甚至气压的变化都能引起这两种静振（见Bryson和Ragotzkie, 1960; Vallentyne, 1957）。

风吹过湖面或池面时，在背风面把水堆起，而在向风面则形成凹面。当风平息下来时，水往回流；但由于回流水的动量在湖滨没有受到破坏，因而在以前的背风面又形成了凹面，水再次往回流。就这样，围绕着一个固定的中心点形成了一种振荡或者摇摆运动（见图11-2）。这种连续的运动直至最后它被湖盆本身或者被作为与风和雨相对立的气象力所抑止。虽然这些静振在所有的湖泊中都有发生，但它们只有在大的湖泊上才能明显地观察到。

在水面观察不到的内部静振发生于夏天温度已经成层的湖中。这种内波静振要明显得多，对湖中生物所产生的影响也

比表面静振大得多。内部静振不仅是由于风作用于水面所引起的，而且也是由于暖水和冷水之间密度的差异所引起的。当风把变温层的水堆起在背风面时，位于密度较大的冷水层上面的较轻的水，其重力和环流使温跃层倾斜，并使下层滞水带朝着向风面上升。当风停息时，已经上升的下层滞水层被朝着背风面往下推，引起变温层的水朝着向风面往回流。这样，在较轻的变温层的水和密度较大的下层滞水带之间产生了一种振荡（见图11-2）。最后，由于湖盆的摩擦，或者由于从相反方向吹来的风，这种振荡被减缓。

这些振荡是在湖心处围绕一个点不断运动，在湖心处阻力最大，垂直位移最小，而在向风面和背风面前沿的位移最大。将某一温度的深度在几个小时内的变化绘制成图，就能最精确地测定内部静振的

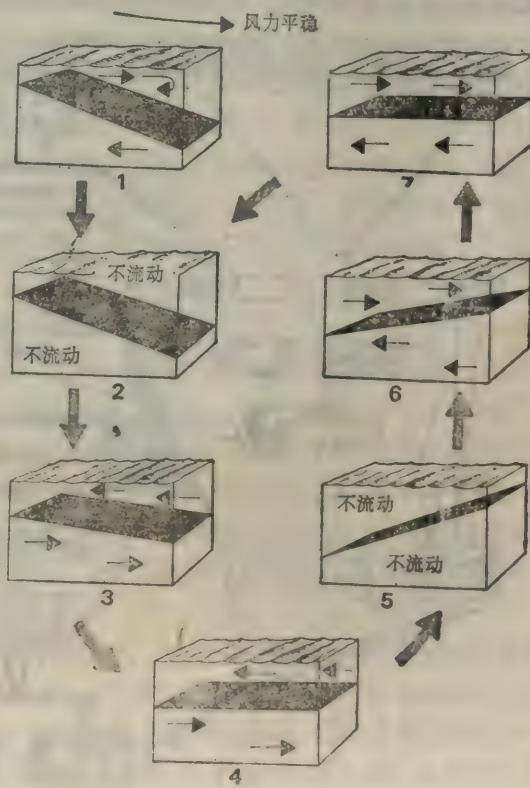


图11-2 温跃层斜坡和风停止后发生的静振的图解说明

状况。这种静振使得温跃层的真实位置很难测出，因为它在任何一处的位置决定于该处振荡的振幅。

内部静振在生态学上是很重要的，因为它们影响湖中热量和养分的垂直分布，并且使它们能够输送到浅水处。静振在温跃层的上面和下面形成了两种彼此协调的然而是相反的潮流系统。当温跃层处于水平时（见图11-2），这两种潮流的流速最大。在下层滞水带产生一种湍流；没有这种湍流，下层滞水带就会变得停滞不动。此外，浮游生物随着水流上下移动。甚至鱼和其他生物也受内部静振的影响。

涡流也同样能引起水的混合和养分的流动。这是小的湍流，它的能量消耗于与主要水流的直角相交之中。因为水流大部分是水平方向的，而湍流是垂直方向的，所以产生了相邻水体的相互交换。氧在此可能向下移动，热量则向上传导；养分，甚至浮游生物也跟着相互混合起来。混合的程度取决于湍流的强度，这种强度随着深度的不同而逐渐变化。

湖泊和池塘中的生物

到目前为止，湖泊和池塘似乎仅仅被认为是天然的实验室，在那里能观察到许多化学过程和物理定律的实地证据。为了了解湖沼生物学，这种观察是很必要的，因为湖泊和池塘生物的繁茂程度、分布和种类的多样性都受光、温度、氧和养分的影响。

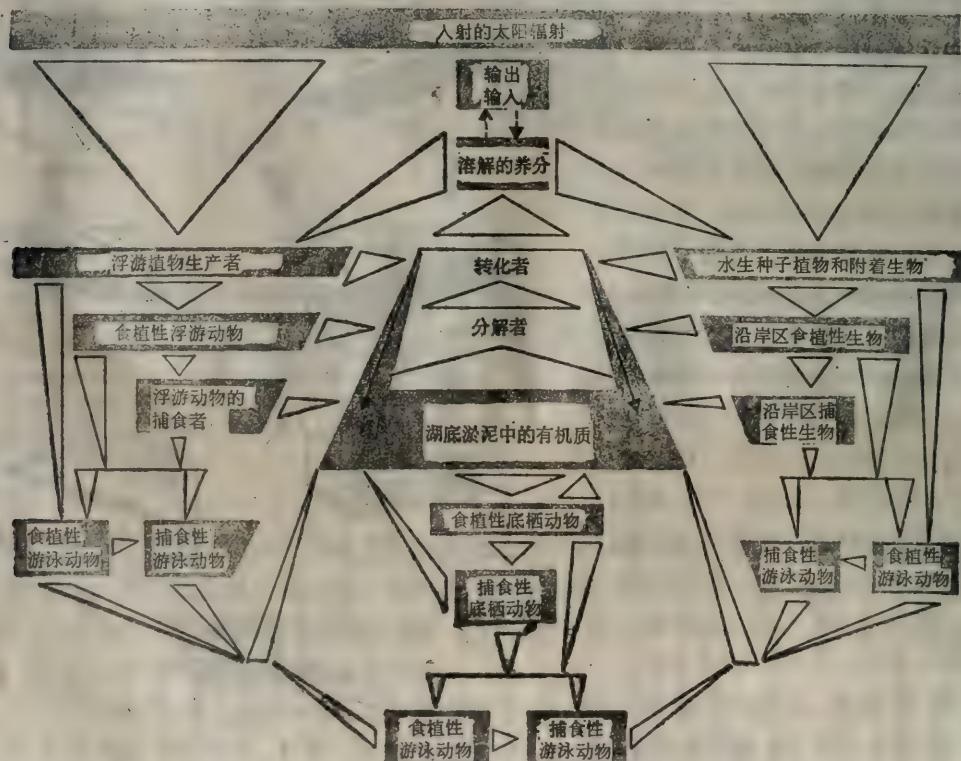


图11-3 湖泊的沿岸生物、湖沼生物、底栖生物和营养结构之间的关系图式。大小不同的箭矢表示能量流动的相对量(本图解最先由西弗吉尼亚州大学Arnold Benson设计绘制)

湖泊和池塘生态系统的能源是太阳光。太阳光能穿透的深度决定了水的混浊度和光线的吸收作用。根据这一原理，湖泊和池塘可分为两个主要水层——营养生成层和在其下面的营养分解层。前者与湖上层大致相对应，光合作用占优势；后者分解作用最活跃，与下层滞水带基本一致。这两个主要水层之间的交界处叫补偿深度。在这一深度，光合作用和呼吸作用相平衡，超过这个深度，光线的透射弱到不再起作用。补偿深度通常出现在光线强度大约为100英尺烛光处，或者出现在其光线强度大约等于中午投射到湖面的阳光的1%处（见Edmondson, 1956）。

光合作用活跃的区域可以进一步划分为两个亚区。第一个称为沿岸区，或称为浅水区，光线能透射到水底。这一区域生长着有根的植物，如睡莲、灯心草和苔属植物。在这一区域以外的称为湖沼区，或称开阔水面，这一区域延伸到有效的光透射的深度。湖沼区生长着植物、浮游动物和能自由游泳的游泳动物，例如能随意游动的鱼类。底栖区或水底区是营养分解层和营养生成层所共有的。

虽然这些区域分开命名并且常常单独地描述，但是它们在养分循环和能量流动方面全都紧密地相互依存（见图11-3）。居住在底栖区的生命统称为底栖生物。

湖 沼 区

湖泊的开阔水面是微小的、悬浮着的浮游生物的世界，主要是浮游植物，包括硅藻、鼓藻和细丝状的绿藻类。由于这些极小的植物在开阔水面单独地进行光合作用，因而是其他湖泊生物赖以生存的基础。与浮游植物一起悬浮的有动物，或称为浮游动物，它们以小植物体为食。这些动物在湖沼区的能量流动中形成一个重要的环节。最有代表性的有轮虫、桡足类和枝角类动物。轮虫在身体的前端有活动的纤毛小圈，像两个急速转动的轮子。这些纤毛帮助它将藻类和原生动物拖进嘴里，在嘴里它把食物压碎和咽下。甲壳类动物、枝角类和桡足类用胸部附肢上的梳状刚毛将浮游植物、细菌和有机碎屑从水中过滤出来。

浮游植物和大多数浮游动物的运动和分布在很大程度上受物理因子的影响。这些浮游生物不是浮就是沉，无法确定它们在水中的位置，漂浮能力取决于它们的比重与介质比重的关系。如果某一种生物的比重和水的比重相同，这种生物就会浮起；如果它的比重较水大，它就会下沉。小形物体下沉的速度直接地随着它们超过周围同体积水的重量、它们的形状而变化，间接地随着粘滞度而变化。假如粘滞度和比重保持不变，一个0.01毫米的球形体下沉的速度比0.1毫米的要慢100倍。总面积与体积之比率也是这样，比率越大，摩擦也越大，因此，对下沉产生的阻力也就越大（见Brooks和Hutchinson, 1950）。

很多浮游生物对于漂浮或悬浮有很好的适应性。淡水硅藻和鼓藻具有能减少其重量的、薄的硅质外壳。有些浮游生物可以生活在一个凝胶状的包膜里，这种包膜的比重和水大致相同。其他的浮游生物在身体内有一些气泡或微小的油滴。许多浮游生物有一种生长着刺、脊、触角或刚毛的表面，或者具有一个细长的身体。所有这些，都有与重量密切相关的总表面积。

但是，涡动扩散的水流比任何漂浮设计都更能使浮游生物不致下沉。这样水流

着混合作用，这种混合作用不仅使生物体保持悬浮状态，而且也防止在变温层中产生持续的浮游生物成层现象。

浮游生物的垂直分布或成层现象受水的物理化学特性，特别是温度、氧、光和水流的影响。当然，光决定着浮游植物能够生存的下限。由于浮游动物是以这些细小的植物为食料，所以它们的大多数也集中在营养生成层。由于浮游植物本身的生长妨碍光线的透射，因此减少了它们能够生存的深度。随着水层变浅，浮游植物能够吸收更多的阳光，有机质的生产量也随之增加。但是，在生物能够生活的这些范围内，各种各样生物居住的深度受它们生长发育的最适条件的影响。有一些浮游植物只是生活在水下紧靠水面处，另外一些在水面底下几英尺处生长最繁茂些；而那些要求较低温度的则生活在更深的水层处。冷水性浮游生物实际上被限制在上层缺乏浮游植物的那些湖泊，和深水层含氧量没有被有机质的分解作用所耗尽的地方。这些冷水性浮游生物中有许多从来没有穿过温跃层而向上移动。

由于浮游动物中很多具有独自游动的能力，所以它们常常呈现出随季节而变化的成层现象。在冬天，有一些浮游生物均匀地分散到相当大的深度；在夏天，它们集中在对它们最有利和对它们的发育阶段最适宜的水层中。在这个季节，浮游生物在一天24小时中的某些时间内进行垂直迁移。根据浮游动物种类和发育阶段的不同，它们在深水或水底度过白天或黑夜，而在相反的时间里，它们为了寻吃浮游植物而上升至水面（见图11-4）。

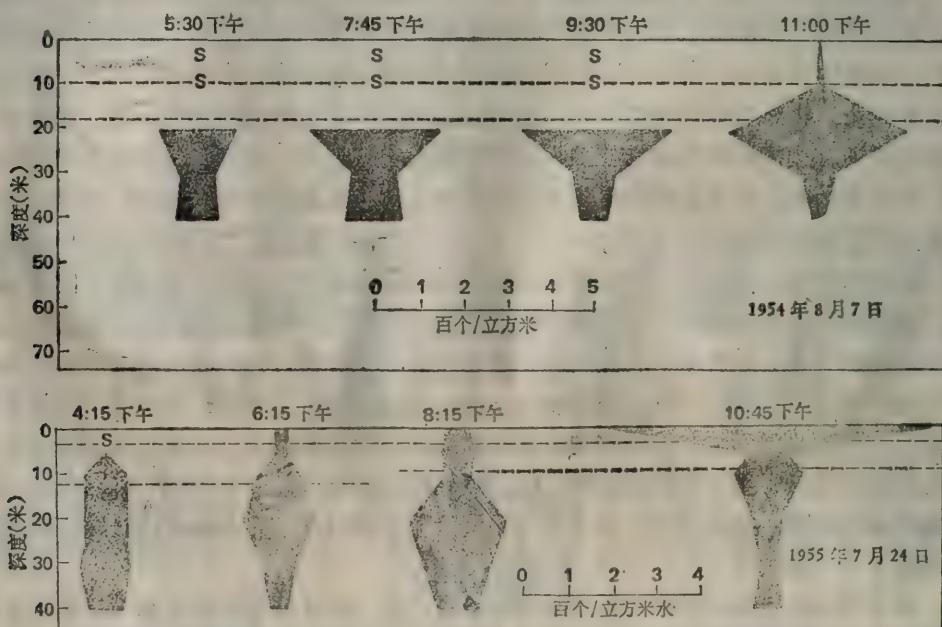


图11-4 桡足类湖漂水蚤属的 *Limnocalanus macurus* 在两个仲夏白天的垂直分布。在1954年8月7日，日落时间是美国东部时间下午8点，在1955年7月24日，日落时间是下午8点15分，到达水面的最大数量是在日落后（原文为日落前，但根据图解，应为日落后——译者）1.5—4小时。注意，这种生物栖居于较深的水层。虚线代表温跃层

（根据Wells, 1961）

在春天和秋天湖水对流期间，浮游生物被向下翻转，但是同时，在营养分解层中，由于分解作用而释放出来的养分则被向上带到养分贫乏的上层。在春天，当表层水变暖和成层现象重新形成时，浮游植物容易得到养分和光。在春天的兴旺时期之后，接着的是养分的迅速耗尽和浮游生物数量的减少，在浅水中尤其是这样。

在很大程度上不受湍水流的影响并有随意游动能力的是游泳动物——鱼和一些无脊椎动物。在湖沼区，大部分游泳动物是鱼类，它们的分布主要受食物供给、氧和温度的影响（见图11-1）。在夏天，黑鲈、狗鱼和北美狗鱼栖居在较暖的湖上层，那里的食物很丰富。在冬天，它们退居到较深的水层。另一方面，由于夏天的到来，湖鱼移居至更深的水中。在春秋湖水对流期间，当氧和温度在整个湖中完全一致时，所有水层都有暖水型和冷水型的鱼类。

深 水 区

在有效光线深度以下和温跃层以下，就是深水区。这里生物的多样性和丰富程度受氧和温度的影响；生物依靠从上层水中沉降下来的有机质作为能源。在高生产力的湖水中，分解生物耗尽深水区的氧，致使需氧生物很少能够在那里生活。由于深湖的深水区相对来说要大得多，以水的体积作比较，湖上层的生产力是低的，所以，分解作用没有耗尽氧气。深水区可供养一些生物，特别是鱼、某些浮游生物以及居住在水底淤泥中的某些枝角类动物。其他的浮游动物可能在一天中的某些时间留在这一水层中，但为了寻找食物迁移到表层。只有在春天和秋天湖水对流期间，当生物从上层水进入这里时，深水区的生物才是丰富多彩的。

漂浮着的易分解物质在经过深水区下沉时就部分地被矿质化（Kleerekoper, 1953）。残留的有机碎屑、开阔水面的植物和动物尸体和来自浅水区的正在分解的植物性物质，都沉积在水底，这些物质和被人流水冲刷进湖中的物质一起，组成水底沉积物——底栖生物的栖息场所。

底 栖 区

湖底淤泥是一个生物活动十分强烈的区域，这里的生物活动是如此强烈，以致使得湖泊和池沼的氧气曲线在紧贴湖底的深水区中急剧下降。由于在有机腐泥中完全缺乏氧气，所以，主要的生物是厌氧细菌。在缺氧的条件下，分解作用不能进行至完全矿质化。当沉到湖底的有机质的数量大于湖底动物区系能够利用的数量时，污臭的腐泥就富含硫化氢和沼气。因此，沿岸区和湖沼区的生产力很高的池泊和池沼，在其深的水底处，动物区系很贫乏。在具有深的下层滞水带的湖泊，滞水带中的氧仍然可供利用，湖底淤泥中的生物是最丰富的。

有些湖底生物，如单肠类涡虫（*Rhabdocoela*），生活在淤泥的表面，而另外一些生物则钻进湖底淤泥中以腐烂的有机物质为食物。在这些生物中，最主要的是一根足虫（*Rhizopoda*）、躲在贝壳里面的像变形虫一样的原生动物、蛤（*Psidium*）和小的甲壳动物（如等足类和枝角类）；在夜晚上升到水面，在拂晓回到水底的假蝶以及缓步类动物。

在这些生物中，有很多是生活在比较深的淤泥中。它们通过建造穿过淤泥伸到水中的管子来满足它们有限的需氧量。其中有一种叫红色小虫，或叫蠍幼虫 (*Tendipes*) 的，用在管内运动的方法形成了一种水流，在它的血中有一种类似血红蛋白的色素能利用水流中小量的氧。数量很多的环节动物颤蚓 (*Tubifex*) 的生活方式是：它的前端埋在淤泥中，它的活跃地波动着的后端则伸出在水中。

深水底的大多数生物在底栖区中并不是独一无二的。就绝大部分而言，它们代表着能够忍受湖水严重停滞状态的更为广泛的沿岸底栖动物区系中的少数几个种。但即使是这些生物，如果湖水继续停滞不动，也将全部或部分死亡。由于在环境不利期间留存下来的卵，或者由于在季节性的湖水对流期间从沿岸水底向深水底迁居，湖底动物区系能够重新恢复 (Welch, 1952)。但是在深的水底只有很少几个生物种，其中有端足类 *Pontoporia affinis* 和糠虾属的 *Mysis oculata, var. relicta*，它们只栖居于深的冷水湖中，那里的氧可能少于饱和含氧量的 7 %。

当湖水变得比较浅时，底栖生物就随之发生变化。湖底物质——石块、砾石、砂砾、泥和粘土——被水的作用、植物的生长、漂流的物质和新近的有机沉积所改变。能够使生物种类繁多和丰富的氧、光线和食物在深水底没有增加。在沿岸水底上，除了管栖蠕虫、螺和水熊之外，还有大量以植物和腐质碎屑为食的生物。

和底栖生物群落紧密联系着的是周丛生物或附着生物，它们依附在或者移动在被水淹没的基质上，但并不钻进基质。小的附着生物群落生活在被水淹没的水生植物的叶子、枝条、岩石和其他碎屑上。这些生物生活的地方决定于水的流动、温度、基质的类型和深度。

周丛生物轻微地依附在活的植物上。它们是生长迅速的生物，主要由藻类和硅藻类组成。由于它们所依附的植物很短命，所以它们的寿命很少超过一个夏天。在石块、木头和碎屑上的附着生物形成一种蓝藻、硅藻、水藓和海绵的结壳状生长物。一群彼此相互联接着的动物宿主钻进这个甲壳并生活在里面，这些动物是轮虫、水螅、桡足类、昆虫幼虫以及形形色色的原生动物，如喇叭虫和钟虫。植物和这些动物不同，在比较坚固的基质上的周丛生物是比较固定的。周丛生物生活在流动的水中，如在湖岸的水流和波浪中，它们牢固地粘附在基质上。事实上，周丛生物粘附在基质上的方法和浮游植物保持漂浮的方法一样，是多种多样的。一些附着生物有凝胶状的鞘、管或杯状外壳，用凝胶状的茎或基盘粘附在基质上。

沿 岸 区 和 池 塘

在阳光能够到达水底的浅水区，水生生物最为繁茂和丰富，这就是在湖边周围的沿岸区以及常常是整个池塘。生活在这里的植物和动物种类随水的深度而变化，从较深的水域到湖岸，生物有明显的成带现象。

有一种维持着生物界的浮萍被覆层可能覆盖在沿岸区的水面。鼓藻、硅藻、原生动物和微小的甲壳动物、水螅以及腹足类生活在浮萍被覆层下面，蚊子和蝉尾目昆虫则生活在浮萍上面。

一些沉水植物，如轮藻、角果藻和眼子菜——最大的有根水生植物之一，生活在超

过沉水植物可以忍受的深度里，起着供养小藻类和保护微小的水生动物群的作用。

沉水植物在结构上有很大的变化。由于它们完全沉没在水中生活，因而它们没有暴露在空气中的叶子所具有的那种减少蒸腾作用的角质层。由于没有角质层，沉水植物能够通过薄的、巧妙地多裂的或者带状的叶子直接从水中吸收养分和空气。很多沉水植物的根很小，很少支根，没有根毛。水的浮力和保护作用使茎内的支持组织变成没有必要。气室和通道在叶片里和在茎的皮层里很普遍，通过光合作用所产生的氧气被贮存在那里，作为呼吸之用。大部分植物的繁殖是很茂盛的。

由湖心到湖岸，随着水的深度减少，有机质的沉积和累积增加，出现了有根的漂浮水生植物，如睡莲和蓼草。有很多漂浮植物的根系很不发达，但有很发达的通气系统。支持组织大大退化，在茎和叶子里的海绵组织充满着大的气隙。漂浮着的叶子的上表面强烈地蜡质化，以防止气孔被水所充塞。漂浮植物的水下叶子和沉水植物一样，又薄又小，而漂浮的叶子通常是大的，形状也不相同。叶子和茎是革质的和坚韧的，能够经受住波浪的作用。

漂浮植物能提供食物，供养大量以浮游植物和漂浮植物为食物的食植动物。植物的基部和茎供养着一群很重要的生物群体，其中有原生动物、水螅、腹足类和海绵。

在漂浮植物带外面的浅水区，生长着挺水植物，它的根和茎的下部浸没在水中，茎的上部和叶子则伸出水面。大面积的这种植物可形成沼泽，这将在以后加以讨论。在这些挺水植物中有一些具有狭窄的管状或线形叶子，例如灯心草、芦苇和香蒲，它们和宽叶的挺水植物如海寿和慈姑是有联系的。这些植物的分布和种类随着水深的变化和水位的变动而不同。

在挺水植物的隐蔽下，周围的生物很丰富。豆娘和蜻蜓将它们的卵产在恰好在水面线下的水下茎上。大约两英寸长，外表像手杖的水蝎子在它的腹部有一条长的气管。当它把头部和捕食用的前足倒悬在水面下2—3英寸处等待捕捉一些冒险靠近的牺牲者时，它通过这条长气管从大气中吸入空气。显著的潜水昆虫有仰泳蝽、潜水甲虫和划蝽，前二者是捕食其他动物的，数量最丰富的仰泳蝽具有像船底一样的背脊棱，在水面上仰着游泳；在水下它们又正过来游泳。通常是黑色或者黑褐色的潜水甲虫包括一些最大的水生昆虫和一些最小的、几乎是极细微的小虫。仰泳蝽和潜水甲虫在水中将头部向下倒悬着并在它们所追捕的动物后面迅速地潜泳。这两种昆虫以蝌蚪、鱼苗和其他昆虫为食。仰泳蝽用它的尖锐的吮吸口器刺进它的捕获物，吮吸其液汁作为食物。划蝽以藻类、原生动物和微小的后生动物为食料。它用清扫湖底上这些微小动植物的方法将这些食料收集进口中。它也以藻类的丝状体为食，它用突出的口针刺进丝状体以吸取其中的内含物。

上述三种昆虫都能够在水下停留一些时候，因为它们自身带有气泡状的“潜水呼吸器”。仰泳蝽的腹部带着一层空气薄膜；潜水甲虫和食腐水生甲虫在鞘翼下的气室（在翼下面）中有一个大气泡，在大气泡里面气孔是张开的。另一方面，划蝽由于被气体包裹着并且在它们的翼下有附加的空气供给，所以它们必须依附在植物茎和碎石上以维持潜水状态。

这些昆虫所具有的气泡起着呼吸器的作用。气泡内的空气大约由21%的氧和78%的氮组成，和大气的组成大致相同。当这些昆虫潜入水中时，它们从气泡里吸氧气，排出

二氧化碳气。由于二氧化碳很容易溶解在水中，所以没有积累在气泡里。同时，氮气在水中溶解很慢。当氧气的补给减少时，氮的压力或分压力增加并保持着气泡的表观形状。随着气泡里面氧的压力减少，气泡内的压力达到低于气泡外的水平。除非水中的含氧量极端有限，否则氧气将以几乎和它被消耗的速度一样快地渗进气泡里。因此，只要保存足够的氮气以维持适当的气泡表观以便氧气渗透，这种动物就能维持潜水状态。当氧气减少到气泡内气体总量的大约 1 % 时，昆虫就上升到水面重新补充空气。

鱼类，如狗鱼和棘臀鱼，在挺水植物和漂浮植物中间寻求隐蔽场所、食物和保护；普遍存在的鲇鱼常常能忍受极端混浊的条件，紧靠着湖底寻食。湖泊和池塘中的鱼没有生活在急流中的鱼类所特有的强有力的侧肌，另一些鱼，如棘臀鱼，有侧扁的身体，能自由自在地穿过水生植物群落游动。

暂时性池塘

在初春解冻之后，许多浅洼地和老池沼的残迹会短时期地积水。有一段时间，它们在春天的阳光下闪耀着水光。但到了初夏，它们就干涸了。很少人对这些池塘给予仔细的研究：有些人把它们看作是有害的或者是蚊虫孳生的地方。实际上，它们应该受到密切的注意，它在少数地区还有更大的意义。这些短暂的水池就是暂时性池塘。它们蓄水只有几个月的时间，通常是在春天，而在一年中的其余时间是干涸的。

由于一些极端的环境条件，暂时性池塘对于活的生物来说是很难居住的地方。有一段时间暂时性池塘被水淹没，接着是一个逐渐干涸的时期，直至最后池底干涸并覆盖着木本的或草本的植物。在冬天，这种洼地可能积累一些覆盖着冰层的水，这些水是由融雪汇集而成的，但是大部分地区是冻结的和被雪覆盖着的。早春开始解冻时，洼地蓄满了水，循环周期再次开始。

在有开阔水面的几个月期间，栖居在暂时性池沼的动物必须完成它们的生殖活动，必须以某种方法对付在干涸期间生存下去的问题。

在冬末和初春，暂时性池沼内动物的生命活动处于低潮状态。如果在冬天期间洼地里积存了一些水，扁虫 (*Phagocytus vernalis*) 就可能和桡足类剑水蚤一起存在。在融雪之后不久，开始出现小虾形甲壳动物，它是暂时性池塘中最有代表性的栖居动物。这种小的虾形甲壳动物在 2 月和 3 月从春天以前产下的卵中孵化出来。在暴露的池底上，虾卵受干燥和冻结交替影响促进了它的发育和孵化过程（见 Weaver, 1943）。由于在永久性池塘里通常不存在这样的条件，所以这种小虾形甲壳动物只局限在暂时性池塘或者夏天期间水位大大下降的池塘中。

小虾形甲壳动物的数量在 4 月达到最高峰，然后几乎和它的出现一样迅速地消失。这种骤然的消亡似乎和捕食性昆虫的增加有关 (Kenk, 1949)。甚至在早春当冰仍然存在于池塘的边缘，水还非常冷时，就出现捕食性甲虫。它们在 4 月产卵，幼虫孵化出来后以小虾形甲壳动物为食料。游得慢的小虾形甲壳动物很快就成为甲虫的牺牲品。随着小虾形甲壳动物数量的减少，可能出现另一种暂时性池塘甲壳动物——蛤，它有两瓣蛤壳包裹着一个侧扁的身体。

随着池水变暖，动物的活动增加，新的池塘动物也随之出现。它们或者由休眠状态的

卵或包裹孵化而成，或者是移到池沼中来。青蛙和蝾螈在3月和4月来到这里，求偶，交配，产下凝胶质的卵，然后离去。从2月起，指甲蛤是很普遍的。

在4月份，暂时性池塘的水中栖有小甲壳动物，包括水生地鳖、水蚤、介形类甲壳动物和桡足类甲壳动物。除了这些小甲壳动物外，大概是由于池底腐烂植物的促进，春天的池塘供养着大量的浮游生物，钩虾和蝲蛄以浮游生物、藻类和有机碎屑为食。随着水位下降，蝲蛄采取钻洞的方法到达地下水位，在这里它居留到春天解冻，在充满水的洞穴里聚集着大量寻求隐蔽场所的其他小甲壳动物。

池水在5月开始下落，在6月就几乎干涸。蝲蛄退居到它的地洞里，昆虫从卵里孵化出来，成长并飞走。小虾形甲壳动物的卵、扁虫的包裹和休眠状态的软体动物埋藏在池底的腐泥中。但是，对于许多动物来说，池塘的干涸就意味着死亡。昆虫的蛹没有成熟，一些没有孵化的卵被破坏。在池塘干涸之前不能发育为成虫阶段的青蛙和蝾螈的幼虫发生夭折。

池塘中的动物于是完全终结，在那里生长着中生性植物的柳属、栎木属、香蒲属和苔属植物。九个月后池塘将再次蓄满水，周期循环将重新开始。

生产力

陆地与水域之间以及水域生态系统与陆地生态系统之间有非常紧密的联系。首先，通过水分循环，它们互相补充。水分降落在陆地上形成地面径流或者渗进土壤和更深的地层，进入泉水和河流，最后进入湖泊、河口湾和大洋。水挟带着泥沙和溶解状态的养分，所有这些都丰富了水域生态系统。近年来，人类大大增加了在自然条件下发生的这种物质交换。农业、修筑道路、建筑房屋和采矿使流到湖泊和河口湾的泥沙增加几十亿吨。人类还使流到湖泊和河口湾的养分大量增加，特别是氮、磷、硫和有机物质。这种现象的结果之一是使我们的水域生态系统的养分过于丰富。因此，以前只是生态学家采用的专门名词——“富营养化作用”（eutrophication）就成为普通名词了。富营养化是由于养分汇集到湖泊、河流和河口湾的水体中而引起的。有大量或者过量养分的水体叫做富营养的水体。

典型的富营养湖（见图11-5）的面积-体积比率很高；就是说，表面积比它的深度大。这种湖有丰富的养分，引起藻类和其他水生植物的大量生长。湖底的有机沉积物很丰富。较深的水层出现持续性或季节性的低含氧量。

在经典的湖沼学中，自然的富营养化被认为是一个老化的和演替的过程（见第八章）。演替过程必须包括一个在养分供给方面自然地、逐渐地和稳步地增加的阶段。这虽然是一个广泛持有的观点，但并不是必然的现象（Beeton和Edmondson, 1972）。更确切地说，由于湖泊老化而发生的变化，在某种程度上是由于湖泊淤塞的结果。流入的水挟带着泥沙，增加了水底的沉积物并淤塞在池塘和湖泊底盆中。从周围集水区流入的养分促进浮游植物的生长。浮游植物产量的增加促进总生物生产力的增加，并且在湖中引起重要的变化。浮游植物集中在水的上层，使水变成浓绿色。混浊减少了光线的透射，限制了表层水的生物生产力。浮游动物以浮游植物和有机物质的碎屑为食物，反过来，它们又成为鱼的食物。藻类、流入湖中的有机碎屑和沉在水底的有根植物的残体使

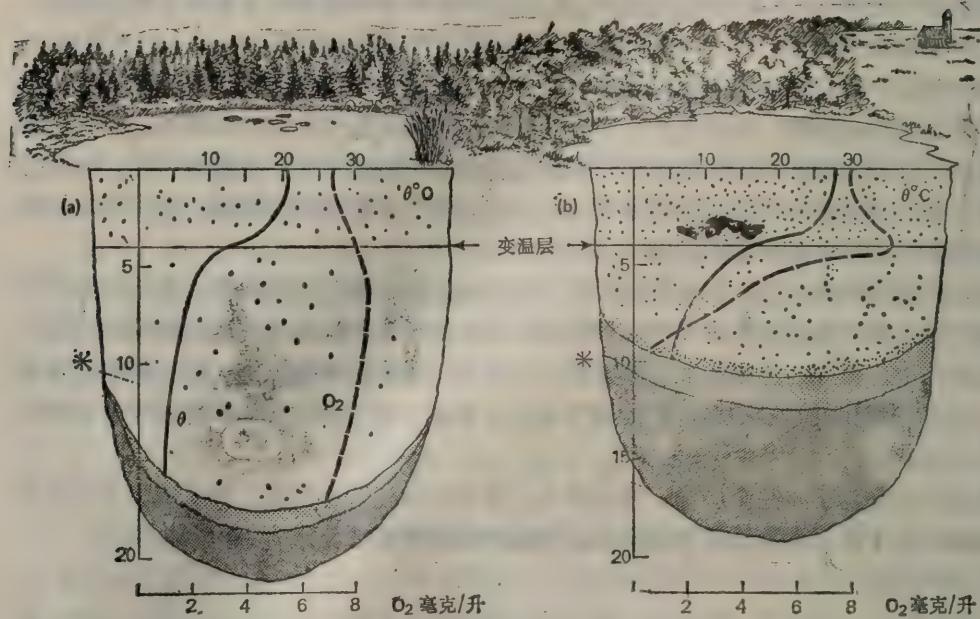


图11-5 寡营养湖和富营养湖对比图。寡营养湖(a)是深的，上层水或变温层的水比较冷。深层水氧气的供应良好。有机质和死的浮游生物要经过比较大体积的水才沉降到湖底。湖周围的集水区大部分是寡营养的，主要是生长在瘠薄和酸性土壤上的针叶林。富营养湖(b)是浅的和温暖的，在较深的水层中氧几乎被消耗殆尽。与水的体积相比较，有大量的有机碎屑沉降到湖底沉积物中。湖周围的集水区是富营养的，由养分丰富的落叶林和农田组成。

有机沉积物大大增加。在湖底，细菌将死亡的有机体部分地转化为无机物质。这些分解生物的活动耗尽湖底沉积物和深水区的氧气，致使湖的较深部位不能供养需氧生物。虽然生物的数量和生物量是高的，但物种多样性却反而减少。随着湖盆的继续淤塞，湖盆的容积减少并使湖深变浅，使有效养分的循环加快，进一步增加植物的总产量。演替过程的最后结果是形成一个有高生产力的沼泽或沼泽湿地，最后，演变成一个陆地的生物群落。

与富营养形成对照的是寡营养，它的含义是营养贫乏。寡营养湖的特征是有低的面积-体积比率，湖水清澈，在阳光下呈现蓝色到蓝绿色，湖底沉积物大部分是无机的，高含氧量的湖水一直延伸到湖底。养分含量低，特别是氮和磷；入流水正常地携带来的养分被浮游植物迅速摄取。由于藻类生长的密度低，阳光容易透射到相当大的深度。虽然生物的数量可能不多，但物种多样性却很高。鱼类主要是鲑科鱼类。

第三类湖是腐殖营养湖。它的湖水由于腐殖物质而带褐色，水是酸性的，细菌的分解作用降低，湖底由部分分解的植物体或者泥炭组成。腐殖营养化作用导致形成富含腐殖质而生产力很低的泥炭沼泽。

当养分适量地流入寡营养湖时，它们很快地被摄取和循环。随着养分流入量的增加，湖泊或池塘开始发生变化，从寡营养湖演变为适度的中度营养湖，然后又演变为富营养湖。世界各地的清澈的寡营养湖现在正以日益增长的速度发生这种变化。

实际上，这种“迅速富营养化作用”甚至自然而然地将富营养状况转变为过度富营养状况。流入过多的养分是由下列原因引起的：废弃物、未净化的污水和农地排水的大

量流入，流域的扩大，娱乐用水，工业，城市地区的迳流，矿物燃料的燃烧等。这种养分的迅速富集称为文明富营养化作用 (cultural eutrophication) (Hasler, 1969)。

在许多湖泊中，文明富营养作用使湖泊发生了巨大的生物学变化。养分的巨大增加促进了营浮游生活的、以蓝藻为主的藻类和浅水中有根水生植物的密集生长。这种变化打乱了正常的食物链。食植动物（大部分是食植的浮游动物）不能光消费大片的藻类，而在正常的情况下，它们是能够的。数量多得出奇的没有被消费掉的藻类和有根水生植物死亡后沉到湖底。在湖底，需氧的分解生物不能将有机质转化成无机态，并且由于氧气被耗尽而死亡。它们被只能够不完全地分解有机质的厌氧生物所取代。湖底被部分分解的湖底沉积物所淤塞。硫酸盐还原细菌则释放出能毒化底层水的硫化氢。这些化学物和环境的变化使受影响的水域生态系统的植物和动物也发生重要的变化。

西雅图附近的华盛顿湖是受文明富营养化作用影响的一个例子。华盛顿湖是在35年期间由寡营养湖转变为富营养湖的 (Edmondson, 1969)。它的转变是由于经过处理的和未经处理的家庭污水注入湖中而引起的。养分富集的结果使湖水由于蓝藻的大量生长而从浅蓝绿色变为红褐色。湖的状况变得如此恶劣，以致市民的抗议迫使当局建设一个新的污水处理系统，并从1968年开始，将排入华盛顿湖的经过处理的污水改为排入普吉特海峡。在一年以后的1969年，夏天的阳光在湖中的透射深度成倍增加，从1米增加到2.8米。磷酸盐只有1963年含量的28%，氮只有80% (Edmonson, 1970)。在六十年代末和七十年代初，华盛顿湖继续得到改造（但是，普吉特海峡将会变成什么样子呢？）。

像华盛顿湖那样得到改良的湖实在太少了。大多数承受经过处理和未经处理的废物的湖泊都发生灾难性的生物学变化，影响湖水的娱乐和利用价值。墨绿色的水和水藻的浮渣使得湖泊不符合娱乐的要求。浮游植物和分解作用的产物使水具有令人不愉快的味道，并且妨碍湖水的固有处理能力。大量腐烂的植物和死亡的鱼发出难闻的臭味。

人们把文明富营养化作用在很大程度上归因于硝酸盐和磷酸盐的增加，它们是从多种来源流入湖水的。这两种养分中哪一种更重要些取决于水域生态系统的性质。在华盛顿湖和明内汤卡湖，磷酸盐显然是有限的。当有效磷被耗尽时，氮就过剩。这样，加入更多的磷会加强富营养化作用。在沿岸水域和河口湾，氮显然是有限的 (Ryther 和 Dunstan, 1971)。从大量生长水藻的大南湾取水样进行化验的结果表明，水中有磷，但缺少氮。用这个海湾的水进行的实验室试验表明，水藻的大量生长是由于氮素的增加引起的，因此，如果水藻所需要的某一种养分得到满足，另一种养分就会成为限制性的养分。

虽然着重指出的是氮和磷这两种养分，但水藻的繁茂生长还要求其他的养分，如钠、钾以及诸如维生素B₁₂之类的生长物质。任何有利于细菌生长的环境条件，例如水底污泥和悬浮微粒，都富含维生素。大量流入维生素和其他生长物质也能促进藻类的生长。

人 类 的 影 响

座落于盆地的湖泊，承受大量流入的污水、工业废物和泥沙，会改变湖水的化学条件并淤塞湖盆。湖岸上常年的和夏天的疗养所和游船码头数量的激增会促进上面已经讨

论过的富营养化作用，毁灭湖泊周围的漂浮植物和挺水植物。疗养所和游船码头数量的激增和伴随而来的种种活动会毁灭养鱼场和湿地生境。机动船只所带来的石油污染是湖泊的主要环境问题。机动船浪费掉10—40%的燃料，排出一种油质的混合物，与气体一起在水面之下排放出来。这种污染物的排出是可以直接观察到的。100万加仑水中含有1加仑石油就可以使湖水具有难闻的气味，100万加仑水中有8加仑石油就能沾污鱼肉，为了分解1加仑含50比1的水油混合物中的碳氢化合物，需要3000万加仑的湖水。这种油质混合物的排出能使含氧量更低，对鱼类的生长和寿命产生有害的影响。

摘要

静水生态系统是陆地上的洼地积蓄着静水的湖泊和池塘。从地质学的观点来看，湖泊和池塘在景观上是暂时性的，它们总有一天会被淤塞、变小，最后被陆地生物群落所取代。在湖泊消失之前，它是一个几乎是自持的生态系统。大多数湖泊在光线、温度和溶解的气体等方面，可能呈现出梯度现象。在夏天，湖水分成不同层次，温暖而循环着的表层水叫变温层；中间一层叫温跃层，在这一层中温度迅速下降。再下面是下层滞水带，这是一层水温大约4℃、密度较大、常常是低含氧量和二氧化碳含量高的底层。在秋天，当表层水变冷时，各水层之间密度的差别减小，整个湖中的水发生循环。在春天，当湖水变暖时，发生相类似的湖水混合。这些季节性的湖水对流对于养分的再循环以及底层水与上层水的混合是很重要的。光线能够透射到湖底的地区称为沿岸区，生长着有根的植物。在这个区域之外就是开阔水面，即湖沼区，浮游植物、浮游动物和鱼类栖居在这里。在有效光线能够透射的深度之下是深水区，这里的生物种类多样性随着温度和氧气供应的不同而发生变化。湖底（即底栖区）是生物强烈活动的地方，因为这里进行着有机质的分解作用。在深层水下面的湖底上，以厌氧细菌为主，而在沿岸区的底栖区，分解生物和食碎屑动物却很繁茂。植物和动物的活动以及沉积作用逐渐淤塞湖底。沿岸区所特有的漂浮植物和挺水植物带一点一点地向湖心推进。

湖泊可分为养分丰富的富营养湖，养分贫乏的寡营养湖，酸性的和富含腐殖物质的腐殖营养湖。大部分湖泊都会发生文明富营养化作用，即来自污水和工业废物的养分，特别是氮和磷迅速增加。文明富营养化作用在许多湖泊中引起重大的、大部分是有害的生物学变化。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

第十二章 沼泽湿地、沼泽和酸沼

沿湖泊和池塘的浅水的边缘部分，以及在那些一年中有几个月积水的低洼的、排水不畅的土地上，有湿地植物长出。这景象多半象征着湖泊与池塘演替的最后的填塞阶段。一般来说，这样的地区在生长季节都被水浸泡着或淹没。有的时候，特别是在早秋时，底物可以被阳光曝晒，这是许多湿地植物发芽所必需的一个条件。这底物是软腐泥，含有与矿质土混合的、正在腐烂的丰富有机质。随着时间的推移，排水条件逐步得到改善，植物也就在具碎屑的底上渐渐地生长起来。这样的植被是分散的，并且是单独地分布在互相分隔的小的植物群丛或树丛中（见图12-1）。

这些湿地就是各类沼泽湿地和沼泽。在生物学上，它们居于最丰富的群落之列，也是最使人感兴趣的地方之一。然而，它们又是最不被人重视和首当其冲被填塞和排水毁坏的地区。

沼泽湿地就是那些上面长着由芦苇、藻类、禾草、香蒲等组成优势植被的潮湿地。它们属于湿生北美高草原，另外，沼泽则是森林湿地，在某种情况下，它体现了从沼泽湿地向中生林演替的一个过渡阶段。在其他一些地区，沼泽可以不经前面沼泽湿地阶段而直接发展。



图12-1 水的涨落很经常的沼泽地对许多野生生物是重要的。湿地的损失造成水禽种群的衰落（蒙美国鱼和野生生物服务局提供照片）

表 12-1 湿地的分类

	淡 水 区
内陆淡水区	
1. 季节性低沼泛洪 盆地	土壤在不同的时期里有水淹没或渍水，但在生长季节的大多数时间里排水情况良好。位于高地洼地或低洼地。低洼地上有从硬木到草本植物生长。
2. 淡水草甸	生长季节没有积水，土壤表层渍水在几英寸内。牧草、苔草、灯心草、阔叶植物类。
3. 浅的淡水沼泽湿地	生长季节土壤渍水，经常水淹6英寸以上。禾草、薰草、穗状灯心草、香蒲、蓼车、海寿。主要水禽产区。
4. 深的淡水沼泽湿地	土壤被水淹没6英寸到8英尺。香蒲、芦苇、薰草、穗状灯心草，菰。首要的鸟类繁殖区。
5. 开阔淡水区 湖、河流	水深10英尺以下。周边生长的暴露植物有：眼子菜、茨藻、野芹、水百合类等。鸭类繁殖、觅食和营巢区。
6. 深沼泽湿地	土壤渍水；经常水深1英尺。柏木、柳木、风箱树、栎木。鸭类营巢和觅食范围有限。
7. 森林沼泽湿地	土壤渍水；经常水深一英尺。位于缓流流域、低沼高地、浅湖盆地一带。北方：美洲落叶松、金钟柏、云杉、红花槭、银槭；南方：黑栎，琴叶栎，紫树、沼泽黑胶树，柏树。
8. 酸沼	土壤渍水；被覆海绵状苔藓。欧石南灌木、泥炭藓、苔草。
海岸淡水区	
9. 浅淡水沼泽湿地	生长季节土壤渍水，高潮时水深6英寸多。在海边，深的沼泽湿地位于有潮河，海峡，三角洲一带。禾草、苔草类。重要水禽区。
10. 深淡水沼泽湿地	高潮时，水深6英寸到8英尺。位于有潮河和海湾一带。香蒲、菰，大李氏禾。
11. 开阔水域	浅开阔水域之一部分。位于淡水有潮河和海峡一带。植被缺乏或无。重点水禽区。
	盐 碱 区
内陆盐碱区	
12. 盐碱低沼泽	大雨期后的泛洪区。在生长季节，表层土壤渍水在几英寸以内。植被：海滨碱蓬、盐草、滨藜类。秋天为水禽觅食区。
13. 盐碱沼泽湿地	生长季节土壤渍水；经常水淹2—3英尺；浅湖盆地。植被：碱土硬茎藨草、海滨芨芨草、西米眼子菜。优良水禽区。
14. 开阔咸水域	持久浅咸水区；深度变化不定。西米眼子菜、麻香草。重要水禽觅食区。
沿海盐碱区	
15. 盐碱低沼泽	生长季节土壤渍水。不经常但完全有规律地被高潮淹没。海边或岛屿在盐碱草地或沼泽湿地内。盐草、海滨碱蓬、甲猪毛菜。
16. 盐碱草地	生长季节土壤渍水。罕见潮水淹没。盐碱沼泽湿地的朝陆边。网毛草，盐草、黑灯心草类。水禽觅食区。
17. 无规律泛洪盐碱沼泽湿地	在生长季节，由无规律间隔的风海潮淹没。位于靠近深切海湾和海峡的海滨。针状灯心草。水禽聚集区。

	盐 碱 区
18. 有规律泛洪盐碱 沼泽湿地	在平均有6英寸多的高海潮水时被淹没。紧邻辽阔的海洋和海峡。大西洋沿岸为盐碱沼泽网茅类；太平洋沿岸为碱土薰草、海蓬子类。鸭和鹅饲养区。
19. 海峡和海湾	咸水海峡和海湾的一些部分。由于筑堤排水或填塞，水都退到平均低潮线以外。水禽越冬区。
20. 红树林沼泽	在平均有6英寸到3英尺高潮水时土壤被淹没。位于南佛罗里达海岸。红和黑树林。

依S.P.Shaw和C.G.Fredine改编。美国的湿地，美国鱼和野生生物服务局。39 (Washington, D.C. GPO, 1956)。

沼 泽 湿 地

前沼泽湿地阶段的漂浮植物既受到水的保护又被水浮在水面。但是，暴露在水面以上的沼泽湿地植物却得不到水的保护和漂浮，不过它们是竿状的和柔软的，在受到风和水的压迫时能随之弯曲。这类植物要求有坚实的根基。着根于软泥内的香蒲、苔草和伴生植物生出强韧的、呈纤维状的地下茎和根。它们在泥土里盘绕交织成坚固的地下植垫，以抵御波浪、风和水对其顶部的牵拉。因此，沼泽湿地植被只限于那些既耐得住水的浸泡，又可在渍水的有机土壤中生长，还能在泥土中形成坚固植垫或生草丛的植物。

沼泽湿地上的水，深浅不一（见表12-1）。对于露出水外的植被来说它们能耐受的最大水深为3英尺左右。在这样的水深条件下，有像芦葦和菰一类植物生长。浅的淡水沼泽，即土壤渍水或被淹没不到6英寸的那些地区，优势植物有香蒲、苔草和灯心草类。湿地草甸在高到足以在整个生长季节都不会有水积留下来，但表层仍然有几英寸渍水的土壤上发展。

虽然禾草是沼泽湿地上的优势植被，但也伴生有别的植物。在浅而开阔的水域里，在香蒲和芦苇之间，藻类，特别是绿色的、粗糙的、纤维状的水绵属和网形的网水绵属相当茂盛。在水面上漂浮着的可能是淤泥覆盖着的、糊状一样的水藻——念珠藻属 (*Nostoc*)。浅沼的其它植物还有慈姑和海寿。

这类沼泽湿地植物养育着丰富多彩的动物。腹足类是最常见的沼泽湿地动物之一。它们食腐泥和动物尸体，转而又被鸟类和鱼类所消耗。鸟类给沼泽地增添最绚丽的色彩。这类地区，鸟类之丰富是其它温带群落难于比拟的。沼泽湿地的特点是鸭多。事实上，两者是不可分的。沼泽湿地群落中最典型的哺乳动物是麝鼠。这种啮齿动物用香蒲、藻类以及其他植物来构筑它们的象坟墩一样的巢穴，并采食这些植物的根和叶。

沼 泽

象沼泽湿地一样，沼泽可以分为两大类——深水类和浅水类。但两者没有更多的相同之处。深水沼泽（见图12-2）广泛出现于南部各州较大的江河流域，特别是密西西比

河流域的泛滥平原和海岸平原的高地上。泛滥平原沼泽植被通常有南方柏和紫胶树；而高位沼泽往往是多花紫树和池柏为多见。然而所有这四种植物都可以混杂生长。在较浅的水体中，常见香杨梅（sweet bay），湿地松和池松伴生。深水沼泽森林缺乏草本植物，但附生植物

（栖生于别的植物上的植物）较丰富，其中最常见的有菠萝、铁兰及更独特的水漂附生植物，后一种植物的叶呈沟状，腋里积着水，这些小贮水池被各种小型的无脊椎动物（包括蚊虫在内）占据。在较远的南方沼泽中兰花非常茂盛。最有名的是雪茄状的或牛角状的兰花，它们的花呈淡黄色，上有褐色斑点，长在一根长长的花柄上。

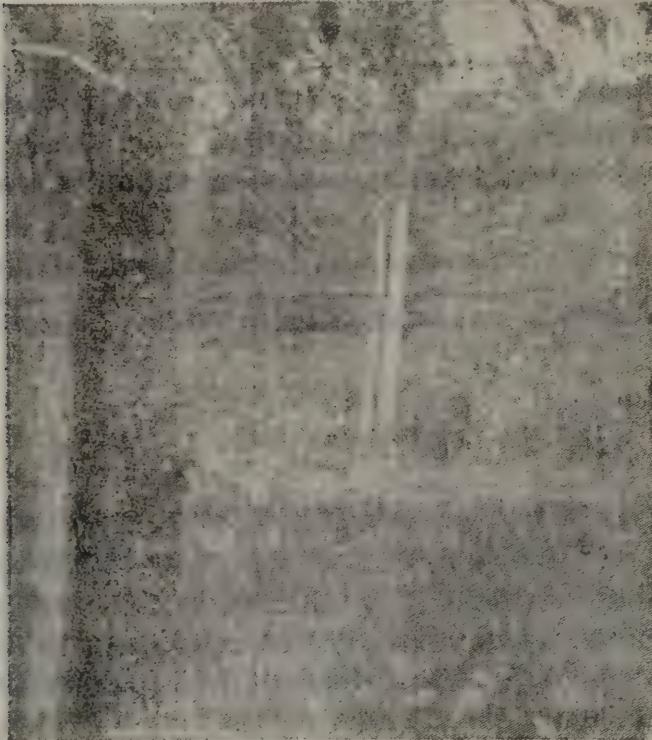


图12-2 森林湿地属沼泽类。最发达的一些是美国南部的丝柏沼泽（承蒙美国农业部土壤保护局提供照片）

灌木状的柳树、桤木和风箱树到栎树和槭树都有生长。这类沼泽几乎终年积水。柳树和能在深水中生长的灌木—风箱树一起苗状生长。桤木也象是能耐受持久浅水环境的、而且在美国整个北方是极常见的。浅水沼泽森林包括榆树、银槭、红花槭、白松、北方白扁柏一些种类。南方沼泽的一些常见种类是琴叶栎和苦山核桃。在较远的南方，沼泽的下层林木通常是一些缠生灌木、藤类、蕨类、矮棕榈条等。

象沼泽湿地的植被一样，沼泽植被也必然有一个在被水浸泡的软泥中固着的问题。树的根系通常是发达的，但它们是在浅层发展，并不钻入深层。它们广泛地滋生并发育呈板状根。这些根被诸如落羽杉和紫胶树这些深水沼泽树增大（exaggerate）。这些隆起的基础的高度和发展程度取决于生长季节初期的水深。此外，所有的深水沼泽的优势树种都从向外伸出的象电缆一样的侧生根系上发育出所谓的出水通气根，通常所见的是沼泽多花紫树、紫树和柏树的“根膝”，后者可以高出低水平面8—10英尺。曾经有人认为，这种根状膝起交换气体的呼吸作用，但是，它们的真实功能并不清楚。它们可能用来支持软基质中的发达的根。

浅水沼泽的一个显著特点是地势险峻和崎岖。沼泽的底是一系列由倒落的大树干和倒翻的根造成的洼地和高地。在高地上生长蕨类、藤类、灌木类以及更中生的树木。大树干和树基部上长满藓类和苔类植物、地衣和真菌。在春季和其它涨水期，洼地变成小池塘。而在干旱的日子里成为小坑，上面几乎没有藓类、苔类植物和一年生沼泽植物。

浅水沼泽，植被范围以

生长。因此，在整个的沼泽地上，微气候随着湿度、气温的变化而有剧烈的变化，表现出显著的差异。

沼泽内环境条件的变化为动物提供了大量的小生境。栖居动物从水生的和半水生的昆虫、龟、蛇、短吻鳄和鳄、鸭和苍鹭到纯系陆生动物，如鹿、熊和松鼠都有。亦象沼泽湿地一样，沼泽拥有丰富的，但一点也不被重视的生物。

酸 沼

在所有水生群落中，没有比酸沼更诱人的了（见图12-3）。虽然酸沼颇为广泛地分布在地球上潮湿的地区，但它们在北美洲、欧洲、亚洲北方的寒冷森林区却是最发达和最多的地区。在物理性质和化学性质以及群落的组成上，它们与湖、池、沼泽湿地截然不同。

不考虑物种的组成和分布，所有酸沼都有某些共同的特征。它们往往位于排水不畅的地区；全都有垫状的植被，而且都有泥炭的堆积。一些时期，大多数酸沼都有一局限的、通常由水藓和欧石南属植物构成的半流动的植被簇。

各种湖泊、池塘以及废弃的河湾，底土典型地堆积着有机沉积物。如果排水不畅，这种地区一年到头水都滞流，而且只有很少有机物被运走或与矿物底质混合。时间一长，生长的植物进一步阻障排水，这样，其中的水的循环减弱，从而形成厌氧的条件。由于缺氧和低温共同减慢生物的活动，因此有机碎屑只是部分地分解而形成泥炭。这些泥炭释放出腐殖酸把水染成棕色。泥炭湖水中的电解质低，尤其是碳酸钙低，但从强酸性到强碱性都有，这一现象虽然未完全清楚，但显然受植被和泥炭的影响。虽然紧邻泥炭沼泽植被的水域既可是酸性的，亦可是碱性的，但是，凡是具有泥炭藓（酸沼的优势植物）存在的水域总是酸性的。原因是泥炭藓和泥炭能从溶解的盐中吸收盐基、从而产生游离酸之故。酸沼水域中可以利用的氮、钾和磷很少，因为这些营养元素被束缚在泥炭中。这种水体二氧化碳含量高，并有微量的 H_2S 。 H_2S 是硫磺菌活动的结果。具有这些特征的湖泊、池塘统称为腐殖营养水体。

泥炭藓沼泽的明显的酸性条件是它们独特的原因。苛刻的条件限制了能够在那儿生存的种种植物。因此，由不能在碱性环境中生长的植物所组成的酸沼群落发达。

酸沼发展很像是由其它湖泊的演替初期（见图12-4）。沉水植物，还有漂浮植物，特别是黄色的池百合类群集于开阔水域。有机物质的堆积使湖泊和池塘的底升高。许多



图12-3 酸沼。这是西弗吉尼亚州波卡洪塔斯县克兰贝里沼地“最南方的水藓沼泽”。美洲落叶松缺乏，喇叭茶亦缺，但在沼泽迷迭香的分布中这是最南点。注意苔藓和地衣波伏景象

的这种沉积物，尤其是比较小的物质，在它们从水面向水底沉降期可能被氧化、分解或以胶体的形式保持悬浮状态。它们在溶液中很好地保留下来，直到通过细菌的、化学的、光合作用的活化而沉淀，以形成被称之为假底之细腻的、质软的沉积物。

与此同时，芦苇类、藻类、冠蒂禾类、睡菜和沼泽委陵菜等在浅的水域生长。泥炭藓向这些植物生长区蔓延，布满植株间的全部空隙。当联合成为一体的泥炭发展时，或者当突出的岩石、大块木头或其它固体物质允许立足时，植物带就向水上扩展（图12-4）。各种类植物，尤其是睡菜的顶尖生长出许多能漂浮的网状根茎，这些根茎又在水面上长出新芽。在这种滤水的、盘根错结的根垫上，又有泥炭藓和冠灰藓生长，它们填满一切空隙并把这些群体联成一片。当植垫相当发达时，其它的植物，如酸果蔓、香杨梅、沼泽迷迭香也发展了（见图12-5）。泥炭藓在这些灌木基部的周围长成一圆形植垫，而且每年都在过去留下的苔藓生长物上增加新的生长物。当植垫兴旺发达并升高时，不能耐受很湿条件的别的某些灌木也就乘机侵入到里面来。具有代表性的例子是矮绿属（拟）和喇叭茶。实际上，在整个北方的酸沼中出现的矮绿属（拟）乃是独一无二的一个酸沼种属，并且只有这样的生境才有。通常它是优势灌木，但在某些酸沼中，喇叭茶取代其地位。

在泥炭藓波伏地的坡上，在它们之间的洼地上以及在苔草和睡菜类的草甸状漂浮植

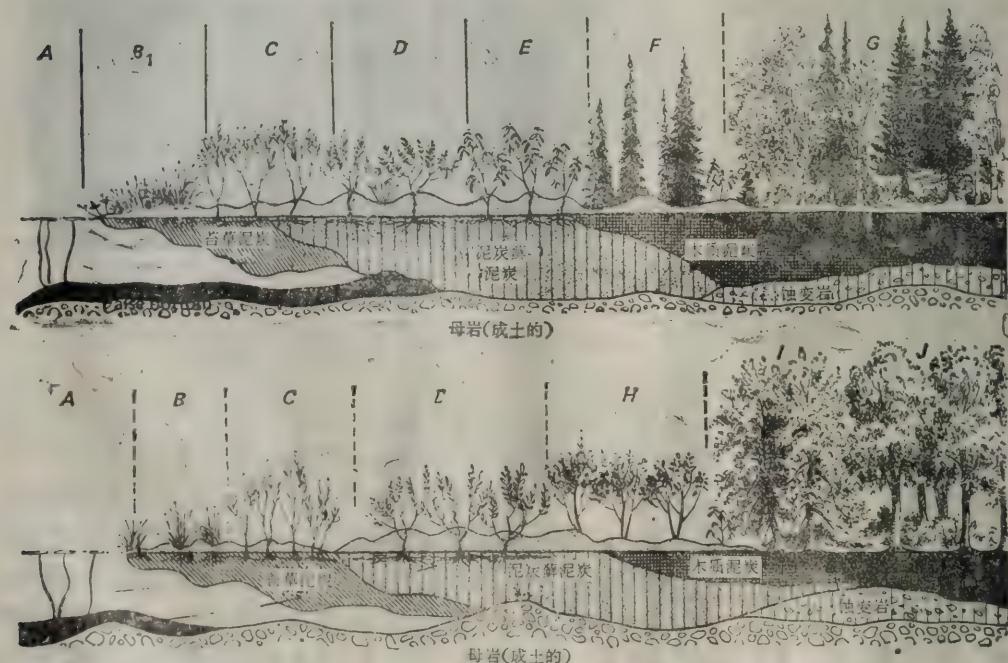


图12-4 两种有代表性酸沼的剖面图，显示植物带，泥炭藓，泥炭沉积以及漂浮草垫。

- (A) 开阔水域里的池百合；(B₁) 睡菜和苔草带；(B₂) 苔草带；(C) 香杨梅带；
- (D) 矮绿属（拟），(E) 喇叭茶，(F) 黑云杉，(G) 桤木-凤仙花-黑云杉林；
- (H) 山冬青；(I) 和 (J) 银桦和红花槭。美洲落叶松常与黑云杉伴生，但后者常为
杉类替代（重绘自Danserau和Segads-Vianna, 1952）

垫上，生长着两种有名的酸沼植物——猪笼草和茅膏菜，这是两种捕食性植物。这种小茅膏菜的平展的叶面上具有装备着诱捕昆虫的粘性液珠的触毛。猪笼草有一青铜色的、管

形的、内部容水的莲座状的叶丛，不小心误入叶上的昆虫，不能从叶上那些犀利的毛毛上逃走而落入水中淹死。在那儿它们显然被该植物消化，虽然这个过程和它的机能作用并不十分清楚。尽管这种植物有这样一种消化作用，而且它的叶中液体的pH值低（大约4.5），但猪笼草长足蚊（*Wyeomyia smithii*）还是能够在它的这种孔洞里度过其卵、幼虫和蛹的阶段。

沿泥炭垫厚并达底部的那些酸沼边缘，森林侵入到灌木和泥炭藓生长物中间，通常，开始时，树木是稀稀落落的落叶松和不及蔓虎刺和石生悬钩子类植物发达的单簇丛林和单株黑云杉，随着植垫向湖心逼近，后来森林也茂密起来，并向前推进。由于美洲落叶松的树冠小，因此林间容许生长稠密的灌木。但到最后，就连这些灌木也被黑云杉、金钟柏和胶枫取而代之。在落叶林为顶极群落的那些地区，云杉又被槭树、桦木和胶枫取代。

泥炭在苔草和欧石南属植物的植垫下累积并合并，重量渐渐地把植垫拉沉到底部，在底部停止进一步的分解。泥炭垫因偶然有碱性水渗入而发生变化，使泥炭发酵和分解。这就在表面下形成各种溶蚀坑，于是泥炭垫发生陷落和倒塌，一块一块的地表水重又显露出来。在酸沼林区，植物的蒸腾力可大于泥炭物质的保水能力。因此演替趋向于比较干燥，更加中生的条件。但是，任何的滥伐树木和破坏树不生长的因素都能逆转上述过程，并使这种地区再退回到原始的酸沼环境。因此，酸沼的演替都能倒退若干时代，在被推迟的期间，应变力强的植物就在该地幸存下来。

酸沼湖中的生物虽然种数有限，但现有的生物数量可能很多。浮游植物比浮游动物兴旺，属种亦更丰富。酸沼水域的优势种是形形色色的美丽的鼓藻和少量的蓝绿藻。在浮游动物中，有壳根足类和轮虫物种属最丰富，而有些类仅是酸沼水域才有。原生动物也常见，尤其是肉足虫纲（*Sarcodina*）。

酸沼中的物种也许比已知的几种要多一些，但总的来说，其特点是缺乏很多的物种。除某些球蚬科的以外，因为无钙而缺乏软体动物。在水生昆虫中，具有代表性的是蜻蛉类，半翅目，毛翅目，双翅目，鞘翅目。鱼的数量极少或无。但两栖动物，尤其是蛙科到处都是。鶲是酸沼中最多的鸟类。酸沼旅鼠是常见的一种小哺乳动物。

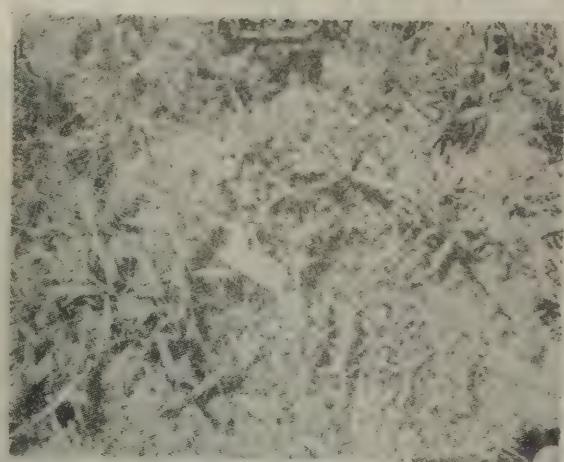


图12-5 纽约州一酸沼中泥炭藓和酸沼迷迭香的近观 (Close-up View)

高位沼泽 (moor)

在无滋养湖和酸沼周围的干燥裸地上，以及在排水彻底的低洼地上，逐步地出现了高地沼泽或高位沼泽 (Dansereau和Segadas-Viama, 1952)。泥炭藓蔓延到干燥的

山梁地的低坡上。海绵状的泥炭藓以它那巨大的贮水能力使地里保存越来越多的雨水。结果，中生林被靠潮湿、酸性环境生存的树木和灌木取而代之。泥炭累积常达数英尺厚，并在广大的垫状土丘的毗邻地上上升。随着土丘体积的增大，它们就连接起来，直到整块区域形成被沼泽沟包围的高地沼泽。像低位沼泽一样，这类地区最终将由被酸沼泥潭隔断的同心植被带占领。

人 的 影 响

沼泽湿地和沼泽是规划排水、控制洪水、环境卫生填地和开发不动产产地的主要对象。湿地减少的首要原因是为发展农业而进行的排水。例如，为了增加大豆的产量，阿肯色州的三角洲沼泽林有90%已被开垦。在本世纪六十年代，仅仅在这个州，这种生境就减少150,000英亩。全美国的原始沼泽、沼泽湿地以及季节性泛滥平原已经减少了4500万英亩。尚存的7500万英亩，在农业排水、洪水治理和水电站工程的课目下正在渐渐减少。这种减少的趋势已影响到水禽和其它野生动物的种群数量。若继续减少可能使湿地野生生物濒临绝灭。

摘 要

湖泊的最后填塞阶段产生酸沼、沼泽湿地和沼泽，但是沼泽也出现在北美南部较大河流流域的泛滥平原上。不同类型的沼泽有各自不同的特色。只在北方才有的酸沼，其特点是排水条件差，有泥炭积累，有呈垫状的植被，有受条件限制的半漂浮性的甸状生长物以及广泛由泥炭藓引起的酸性条件。酸沼里只有那些能忍受酸性条件的植物生长。动植物的种类有限，但常有丰富的数量。此外，沼泽湿地的占优势的植物是草本植物；而沼泽是生长树木的。这两种沼泽从浅水型到深水型都有，而且都拥有在其它温带群落中难于比拟的丰富多采的生物。但是，沼泽湿地和沼泽常被人们认为是要被排水和填塞的地区，而不是要受保护和经营管理的地区。

〔张国金译 孙儒泳校〕

第十三章 流动的水体

源源不断的水流是江河的明显特征。水流切割河槽，形成江河的特征，影响栖居于流水水体的各种生物。

江河可能起源于池塘或湖泊的出口，亦可能发源于泉水或渗涌地区。补流的有各种变量的地面径流，尤其是大雨或绵雨后的地面径流，以及快速融雪。由于降水量、各种径流和地下水的水源都随季节而变，因此，河水的流速及流量也大幅度地涨落，自满潮到河床几乎枯竭之间。

水一从它的源头离开，就按照由地形和地下岩石结构所支配的方向流动。它的流径可由原始地形和它的规律决定；或者，水在寻找最小阻力向低地流动的时候，可循着地表岩床中的节理和缝隙以及地上的浅洼地流动，不管它的流向如何，终要汇成溪流，溪流侵蚀小沟，进而扩展成沟壑。水在向下游流动时，特别是在坡降较大的地方，它挟带着沿途深切侧蚀河床而来的泥沙碎石，这些负载或早或迟总要被沉降在河中或沿岸。与此同时，侵蚀作用继续在沟头进行着，向源侵蚀湿润地区以扩大其排水区域。刚在河源下，河小而毕直，而且常常流急，具有瀑布或奔流。在离河源较远的下游，坡度变小、流速减缓，曲流普遍。曲流是被改变了流向的水流冲击前面的堤岸造成的，水流遇到河底的某些障碍物，或遇到突出来的岩石和巨砾，或遇到嵌入的较急水流等都会改变流向。这种改变了流向的水在向下游流动时，被反射到另一边。这些磨蚀力在河中产生一条曲流，在曲流的内侧，流速减慢，于是水卸下它的负载。上述磨蚀作用和沉积作用常常引起河道改变或裁弯取直形成弓形湖。当水流到平地时，其流速大大地减慢，它所携带的负载就以淤泥、沙、污泥的形式沉积下来。

洪水期河水运来的物质被沉积在平地上，水在其上漫延形成泛滥平原沉积物。人们已广泛地在其上耕作的这些泛滥平原曾是高水期河槽的一部分，这个事实只有少数的人能够辨认出来。洪水期时，水在正式河槽中流得最快，而在泛滥平原上流得最慢。沿河槽与泛滥平原的交界线上，快流水与缓流水汇流，水流受阻，于是细沙在河槽的外缘沉降下来。因此，泛滥平原上的沉积物在最边上较高，并渐渐地离开河谷边缘形成一个斜坡。

当江河注入湖泊或海洋时，水的流速突然受阻，其所带的泥沙就在河口附近呈扇形沉积，形成三角洲。在三角洲上，河槽被分割成许多由次后的淤积物堵塞或新开辟的汊道。结果，三角洲上的特点是，小湖、沼泽、沼泽岛星罗棋布。在河口没有沉降的物质被带到更远的海中沉到海底，慢慢地，淤泥高筑，露出水面，形成新的陆地。

为了提供一些描述河的方法，人们把河分成各种等级。没有任何支流的小源头河划归第一级。两条同级河汇合后升一级。所以，如果两条第一级的河汇合，就形成一条第二级河。两条第二级河合流，形成一条第三级河。只有同级河合并，河才升级，次级河汇入不升级（详见Strahler, 1971）。

溪流的物理性质

一条河的特性由水流的速度形成。河与河之间，同一条河中的不同部分，流速是不相同的。这取决于河槽的大小、形状和坡降，以及河底的粗糙程度，还有水深和降雨量等。

流速影响淤泥的沉积程度和河底的性质。在浅滩（riffles）引起的急流中，水流太急不容许泥沙沉积，但是较大的粒子会在河的平缓和宁静部位坠落下来。涨水时增加流速，卷走河底沙石，冲刷河床，并冲开河岸，开辟新的河道。在比降很大的河槽中，水流简直可以搬走相当大的岩石，而留下遍河的巨砾。

流水还把养料运走，并带走许多水生生物的多余产物，甚至可以把它们冲走。在平衡底栖动物区系的这些损失的过程中，水流不断从上游河区源源不断地运来底栖动物区系。同样，营养物被运到下游去多少，就从上游得到多少补充。因为这个缘故，河流中初级生产者的生产率是静水中初级生产者的生产率的6—30倍（Nelson 和 Scott, 1962）。流水的这种运输作用和搬迁作用有益于如光合作用一样的连续过程。

河中的温度不是恒定的。一般来说，小河、浅河趋向于追随大气温度而变化，但时间上晚一步，季节暖则暖，季节冷则冷，但冬季决不降到冰点以下。大面积接受直射阳光的河流，要比被树林、灌木丛和高耸的悬崖峭壁遮阴的那些河流暖和（见图13-1）。这在生态学上是重要的，因为温度影响河流群落的组成。

一直波浪翻滚、奔腾向前的河水，通过洗劫和波伏，与大气发生广泛的接触。因此，这种水中的氧含量在总体上是高的，常常接近现时气温的饱和点。只在深洞或被污染的水中，溶解的氧才表现出显著的下降。

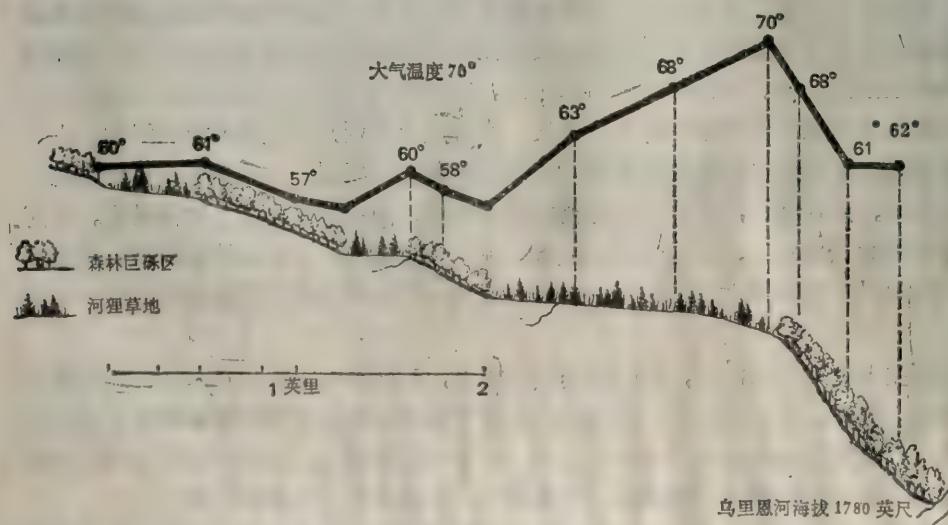


图13-1 贝尔河（Bear Brook）的剖面（阿迪龙达克山脉）和该河的水温曲线图。图上显示出开阔的河狸草地的增温效应和森林巨砾区的降温效应（引自 the Biological Survey of Raguet Water Shed, New York State Conservation Department, 1934）

急流中游离二氧化碳与大气中的二氧化碳保持平衡，而结合的二氧化碳的量却受周围地形和静水坑中发生的分解作用的特性所影响。流水中绝大多数二氧化碳都以碳酸盐或碳酸氢盐的形式存在。由石灰岩地泉补流的河，接受了大量的溶解的碳酸盐。但由于河底覆盖了水藻和软泥，故石灰岩河床上因碳酸反应而附加的碳酸钙极少(Neel, 1951)。

水的酸碱度(即pH值)，与水中存在有机酸和污染一样，反映了二氧化碳的含量。在碳酸盐、碳酸氢盐、以及两种盐共存的河水中，一般来说，pH值越高，天然水质越肥。这种河中一般比营养低的酸性河中养育着较多的水生生物和较大的鳟鱼群。

急 流：结 构

快速或急驰流动的河流，一般是指流速等于或超过每秒0.5米的那些河流(Nielson, 1950)。在这种流速下，水流将把直径在5毫米以下的粒子冲走，留下的是石子底。这种快速流动的河流常有两种木质上不同，但又相互联系着的生境——湍急的浅滩和宁静的小水坑(见图13-2和13-3)。小水坑中的水体受周围湍流中发生的种种变化过程的影响，湍流中的水体则受小水坑中发生的各种事件的影响。

浅滩是河流第一性生产的场所(见Nielson和Scott, 1962)，在这种地方，附着生物(Aufwuchs)占有优势，并像湖泊、池塘中的浮游植物一样占有同等重要的位置。附着生物主要包括硅藻、蓝绿藻、丝藻和水藓。大片大片的水藻在河床的岩石和碎石块上面滋长，形成一光滑的致密覆盖层，这常常威胁着渔人或涉水者。附着生物在生长顺利时期长得相当快，10天之内(或更短)就能盖满河底(Blum, 1960)。许多小型的藻类是附生的，它们长在其它藻类的顶部或者中间。

在这些藻类的生长中，大部分的明显特点是其短命性。水流的冲刷作用和它挟带的岩石碎屑卷走大量的生长物、附生植物等等，并把藻运到下游，由于这种原因，从上游到下游有连续不断的“贡献”。

浅滩上下都是各种小水坑。小水坑里的情况，在化学性质、水流强度，水的深浅等方面都是不同的。正如浅滩是生物生产的场所一样，小水坑乃是有机体分解的场所。小水坑是有机体的汇集池。因为这儿的水流速度减慢到足以使部分泥沙沉积下来。夏秋两季，各种小水坑还是游离二氧化碳产生的主要地方，这对于保持水中碳酸氢盐的恒定供应是必不可少的(Neel, 1951)。没有各种小水坑，浅滩中的生物在光合作用时将耗



图13-2 同一条河中两种不同但相关联的生境——
浅滩(前景)和小水坑



图13-3 河之一段。横断面见图13-6 (承蒙Arnold Benson提供照片)



图13-4 位于密林深处的一条湍急的山涧。河底布满岩床

表13-1 河底类型，表示各类河底上每平方英尺可供鱼利用的食物的平均数*

编 号	河 底 类 型	平均重量(克/平方英尺)		
		1933	1932	1931
32	粉沙和泥	3.63	3.07	2.90
100	碎石	2.96	2.47	0.67
38	大块碎石	2.27	1.55	0.5
31	小块碎石	4.11	3.53	0.85
53	大砾石	1.35	1.51	1.02
30	小砾石	1.05	0.93	0.84
6	沙子	0.85	0.10	

* 引自Pate, 1933。

竭碳酸氢盐，从而使可供下游利用的二氧化碳含量越来越少。

河中的一切生产还部分地受河底性质的影响。沙底小水坑生产率最低，因为它们为附着生物或动物区系提供极少的底物。岩床虽然是一种固体底物，但因经常面临着水流的冲击，所以只有固着力最强的生物才能保存下来(见图13-4)。砾石和碎石底质养育最丰富的生物。因为它们有最大的表面供附着

生物附着，并为昆虫的幼虫提供许多缝隙和隐蔽所，并且是最稳定的（见表13-1，图13-5）。当石粒比碎石更大或更小时，食物产量就减少。此外，在不同的底物上，昆虫幼虫的多寡也不同。在碎石上，蜉蝣目昆虫最丰富；在岩床上，毛翅目昆虫的幼虫最丰富；在岩床和砾石混杂的底物上，双翅目昆虫的幼虫最丰富（Pennak和Van Geren，1947）。

河的宽度也对整个生产有影响。在宽20英尺的河中，从河边到河心，河底产量减少一半，而在宽100英尺的河中，河底产量则减少三分之一（Pate, 1933）。宽6英尺以下的河中，底栖生物量是19—24英尺宽的河中的4倍。这就是源头河成为美味鳟鱼繁殖场所的原因。

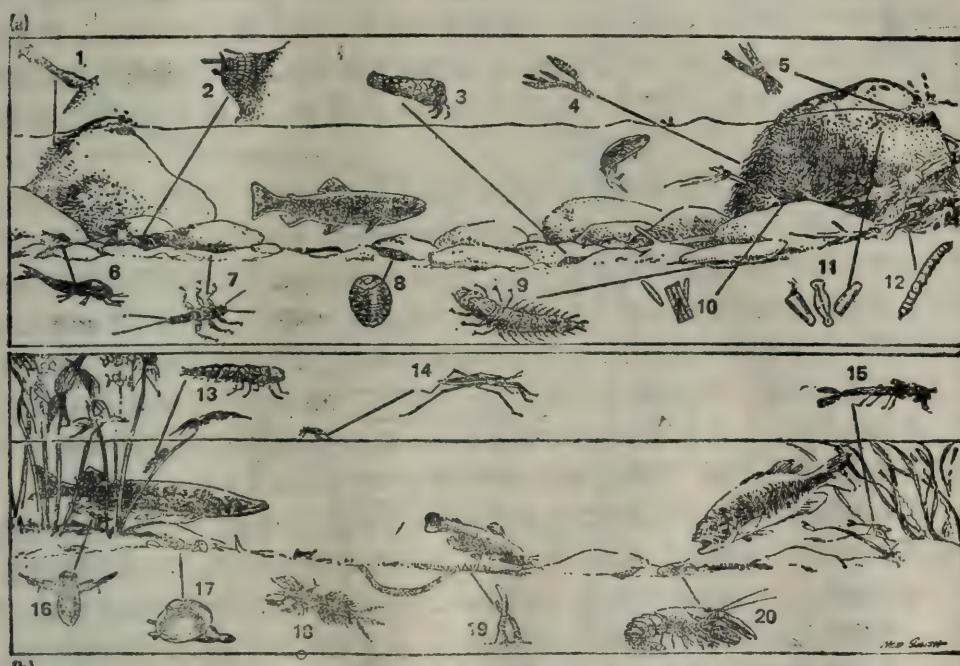


图13-5 急流与缓流中生物的比较

(1) 墨蚊幼虫 (blackfly larva)；(2) 织网毛翅虫 (net-spinning caddisfly)；(3) 毛翅目昆虫的石袋 (Stone case of caddisfly)；(4) 水藻 (Fontinalis)；(5) 丝藻 (Ulothrix)；(6) 蝶蜉若虫 (Isonychia)；(7) 石蝇若虫 (Perla)；(8) 水整子 (扁泥甲虫 Water penny)；(9) 具角鱼蛉 (hellgrammite)；(10) 等片藻 (Diatoma)；(11) 异极藻 (Gomphonema)；(12) 大蚊幼虫 (cranefly larva)；(13) 差翅蜻蜓若虫 (dragonfly nymph)；(14) 龟蝽 (Water strider)；(15) 杜父鱼 (damselfly nymph)；(16) 划蝽 (Water boatman)；(17) 球蚬 (Sphaerium)；(18) 挖穴蜉蝣若虫 (Hexagenia)；(19) 赤水虫 (bloodworm)；(20) 螺蛄 (Crayfish)

(a) 急流中的鱼类：河鳟（左）和红腹鱥（右）；(b) 缓流中的鱼类（从左到右）：北方狗鱼、杜父鱼、小口鱥。

急流中的生物

虽然小水坑和浅滩多少有明显不同，但栖居于其中的动物却无明显的差别。浅滩中的一些动物被水流带进小水坑，其余的则在两者之间自由地游来游去。就鳟鱼而言，浅滩供采食，小水坑是其隐蔽地。一条好的鳟鱼河，水坑与浅滩大约各占50%，但是绝大多数

数的河流生物都生活在浅滩之中。它们可以在碎石、砾石下避开水流。浅滩中的代表性昆虫有：蜉蝣目、毛翅目、双翅目、𫌀翅目以及脉翅目或泥蛉亚目的若虫。在小水坑中占优势的昆虫有掘穴蜉蝣的若虫、蜻蜓目差翅亚目和束翅亚目，以及黾蝽科。

水流是浅滩中具有比较丰富的水生生物的一个主要原因。河流动物仰仗着流动水向它们提供饵料和帮助它们呼吸。如果浅滩动物被移植到静水中，许多动物在几小时内就会被闷死。虽然静水中可能含有供它们需要的充足氧气，但生物体被液体形成的一层像罩子一样的、里面没有氧气等物质存在的禁锢膜包围着。而在流动水中，这样一个罩子非但不能形成，而且吸收和呼吸面还不断地与含氧水交流（Ruttner, 1953）。

对水流产生最小阻力的流线型体型是急流中许多动物的特点，譬如黑吻鲤（black-nosed dace）和河鳟（见图13-5）。在昆虫幼虫中，“收生婆”（howdy）蜉蝣若虫，它的流线形体型，它的强壮的羽状肛爪，以及在急流中可以骤然钻进石缝的本领都是别具一格的。形状像鱼一样的四节蜉属（*Baetis*）的蜉蝣，也能在石头之间游来游去。

其它昆虫的幼虫具有极端扁平的体躯和宽大平展的附肢，这使得它们可以牢固地附着在水流很弱的石头下侧。其中最典型的有*Stenonema*, *Rhithrogena*和*Iron*属的蜉蝣。它们的眼长在背部，它们的鳃像板一样。它们的特点是不必划动其周围的水就能平稳地运行。𫌀翅目昆虫的若虫同样是扁平的。这种若虫有一对肛爪，在胸下的足基部有一丛丝状的鳃。体型扁平的其它例子，甚至在水鳖子甲虫的幼虫中也发现颇为可观的实例。从上述可见，水鳖子看起来就像石头上的一个硬壳，甲虫幼虫的体躯就掩藏在这宽大的、具保护色的、生来就为迷惑人的背壳下面。变扁平的体躯使这些动物能够栖身在狭窄的石缝中和石头下面，以防止强劲水流的侵害（Nielsen, 1950）。

别的种类的动物，则以各种方式紧紧地吸附于底物上。蚋属（*Simulium*）属的墨蚊幼虫就是以这种方式吸附在石头的下水一侧上，因而得名“黑水鲜”的。它们靠膨大尾部上的一小圈排生的引向钩吸附在岩石上（Nielsen, 1950）。肌肉收缩时把引钩向内拉，吸到圆心；肌肉放松时，引钩向外移动解除吸附力，幼虫就能在它自己用唾液腺织成的、吊在岩石上的柔软的网上轻快地自由运动。幼虫的头逆水流悬浮在水中游荡。水流通过时，其头部的索食扇就从水流中滤取食物。

某些种毛翅目昆虫的幼虫营造各种沙袋或细砾石袋（见图13-6），这种袋保护它们避免受到水流的侵害。有些种的幼虫具有可搬动的“窠”。“窠”的重量随流速而增加。厚实的窠壁其作用就像沙袋沉放在河底上一样。别的类型的袋则牢牢地粘在各种石头的侧面或底部。织网毛翅虫的幼虫把漏斗状网牢固地粘在各种石头上，网袋的敞口端逆着水流。网内栖后的幼虫捕食流进网袋里来的小植物或小动物。自由生活的毛翅目昆虫*Rhyacophila*的幼虫在石头上方的水中萦绕。在尾腹足上和在强劲的肛爪上长有钩的毛翅目昆虫的幼虫，则抓住石头上凸凹不平的地方。它们用尾腹足和短而强壮的胸足交替固着，一屈一伸向前爬行。当然这种毛翅目昆虫在蛹期也建造石袋（Ross, 1944）。

藻类和水藓是恒附生在底物上的（见图13-5），水藓和稠密地分生出细丝状枝条的藻类用强壮的吸盘吸附在岩石上，并顺水浮荡。此外，藻类的体表被覆了一层光滑的胶质。其它的藻类，有的长成球状，有的长成瘤状，有的长成坐垫状群体，它们的体表都有一层光滑的胶样物质。有些种则退化为简单的板状结构，长成紧贴岩石外形的薄片

状。在石灰水质中，有一些藻类，如席藻 (*Phormidium*) 和 *Androinella*，它们分泌出碳酸钙覆盖在整个植株表面。在某些季节，像刚毛藻 (*Cladophora*) 一类藻可能蔓延开来。河中藻类植物，在岩石上常常表现出带状分布现象，因它们受水深和水流的影响 (Blum, 1960)。

腹足类和真蜗虫类 (planarians) 借助发粘的腹面呆在水流中。腹足类能紧紧地粘住流水里的碎石，而且往往是那种硬水河的底上有大批的腹足类。

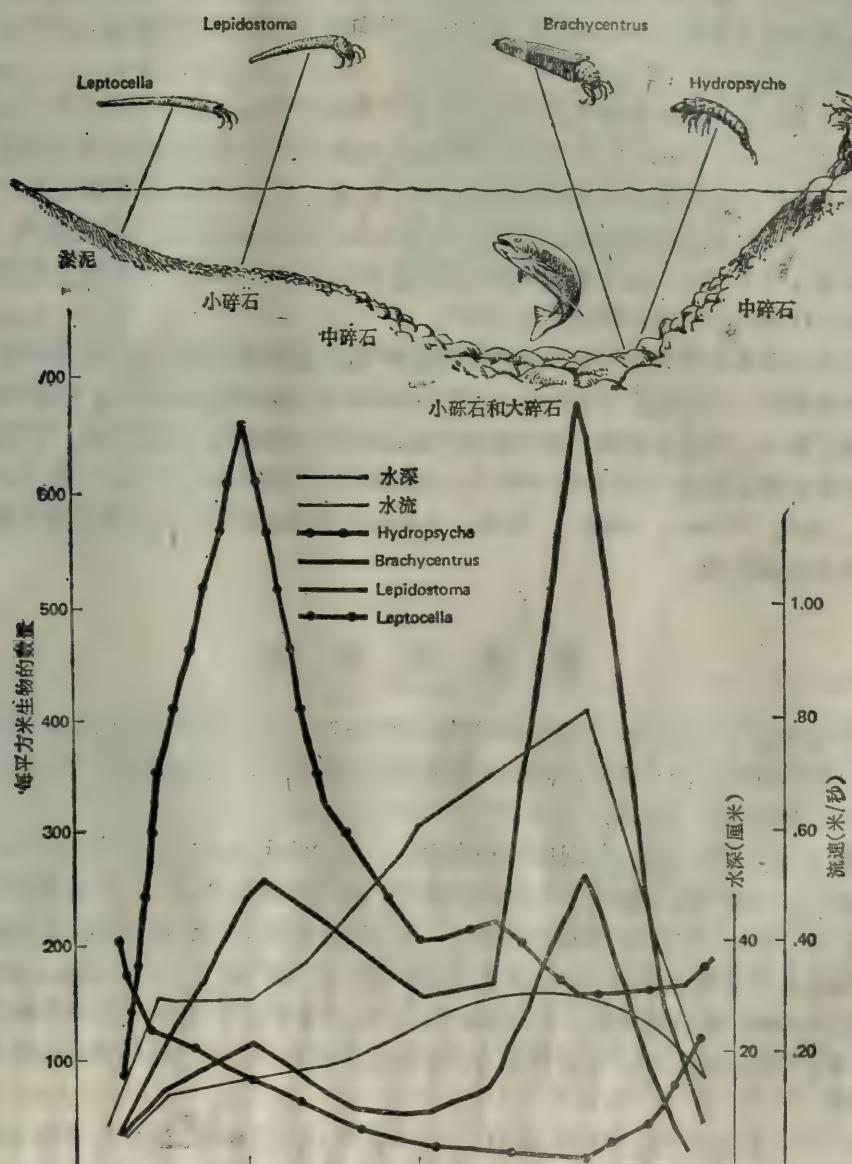


图13-6 位于科罗拉多的一条高山河的横断面，水面宽12米。图示毛翅目昆虫的四个种在不同的水深和不同的流速下的分布。注意：二个种（纹石蛾 *Hydropsyche* 和 短石蛾 *Brachycentrus*）分布在流急的深水区，而另外的两个种分布在淤积的缓水区（资料和图解引自Arnold Benson，西弗吉尼亚大学）

在河中生活的几种纤毛虫与在静水中生活的纤毛虫几无差别，表现出对水流的很不适应。这是可信的。因为靠近河底，水流的速度大大减慢。根据观察，在距离河底亚显微部位，水流速度几乎等于零，而纤毛虫就是生活在水流速度如此缓慢的地方。

然而，许多底栖生物却根本不需要什么适应条件，而习惯于顺流漂移，形成一类漂移性底栖生物。在无大水和异常水流的河中，漂移是一种正常的现象（详见 Hynes, 1970; Waters, 1972）。构成这种漂移物的，主要为自由散布（free-ranging）的生物，如四节蜉属的蜉蝣幼虫和钩虾属（*Gammarus*）的飞虾（K. Muller, 1966; Waters, 1965）。漂移物是河流的一个特征，漂移物的平均数可以作为河中生产率的一个指标（Pearson 和 Kramer, 1972）。

河流昆虫的漂移现象不是偶尔发生的，而是相当常见的，它一年四季都显示出昼夜的变化来（Muller, 1966）。在夜间，尤其是在日落后不久，漂移表现得最为明显；而在白天则极不明显。在夜间，人为地对河流进行光照，能使漂移量降低到白天的水平（Elliod, 1965）。连续光照达24小时，不管是人工造成还是明亮的月光造成，都会阻止漂移的进行（Anderson, 1966）。漂移亦受温度的影响，不同物种在不同季节也有不同的反应（Hynes, 1970; Waters, 1972）。

不管漂移有多么严重（灾害性变化除外），也不会耗竭上游的漂移生物的数量。关于这个问题尚有一些争论。Waters (1961, 1965) 认为，漂移表明了上游栖居生物的生产过剩。但是，有证据表明，损耗区既可由上游的昆虫成虫飞来补充，亦可由上游幼虫随底层碎石移来补充（Hynes, 1970）。漂移是向下游耗损区移植的一种方式（K. Muller, 1957; Water, 1964）。但是，大量的生物被鱼吞食，而且更为众多的无疑是以外的方式消亡的。

缓流河：结构

由于水流缓慢，河里发生了显著的变化（图13-7）。淤泥和腐烂有机物在河底堆积，动物类生物能够自由游动觅食，浮游生物种群亦得到发展。这种河流的种群的组成与分布已接近于静水水体的种群。

随着水温上升、流速减慢、河底泥沙堆积，急流中的生物便逐渐地被适应这种生境的生物所取代。河鳟和杜文鱼被小口鲈和岩鲈取代，鲤鱼科鲦鱼（dace）被银鱼和河鲈科飞鱼（darter）取代。由于水流得越来越慢，许多非洄游性鱼类都缺乏像河鳟那种强健的侧肌，而且躯干缩短以便于它们在茂密的水生植物中顺利穿行。软体动物，尤其是球蚬属（*Sphaerium*）和豌豆蚬属（*Pisidium*），以及肺螺类，甲壳类，掘穴蜉蝣等取代了碎石丛中居住的昆虫幼虫。只在河中心水流湍急的特殊地方才发现保留有上游水流中的生物种类。

当河内水量增加，水流得更为缓慢，泥沙沉积更为严重的时候，以屑粒为食的生物也就多起来。穴居的环节动物以及螺类就普遍了，底栖性鲶鱼、胭脂鱼和外来的鲤鱼亦相当常见。仰泳蝽科、划蝽科、潜水鞘翅目一类昆虫就定居在江河的水湾、洄流处。由于这些水域生境条件合适，麝香鱼、狗鱼和甲鱼也为常见。有根的水生植物出现了。长出水面的植物也沿着江边生长起来。浮萍漂浮在水面。的确，整个样子仿佛像湖泊和池

塘一样，更有甚者，沿江边缘简直形成了植物带。

较高的水温，缓流的水流，丰盛的腐质，都促使原生动物和其它浮游生物种群生长。在急流中罕见的浮游生物，在缓流中不论是数量还是物种都增多了。各类河流并没有自个儿的典型浮游生物。缓流中出现的这些生物主要是由洄流水域和湖泊中来的。一般情况，江河中的浮游生物种群远不及湖泊那样丰盛，因为一定量的水自其发源地到注入大海需要的时间不长，时间太短生物是不可能大量增殖的；还有，河水不时地加快，往往会在某一段距离之内，由于猛烈的碰撞悬浮颗粒和河底而伤害许多浮游生物。当水流推着这些小生物前进的时候，水生植物就把它们滤出了。在发源于宾夕法尼亚州西北派默图宁水库的谢南哥河的最上游，浮游生物种群与水库中的一样多。但是，在流出11英里的下游，浮游生物种群就减少了73% (Hartman and Himes, 1961)。有趣的是，被覆硅土的硅藻的比例在下游反而增加了。



图13-7 夏日午后晴空映照在明镜的缓流中。

功 能

急流的或流动水系统是开放性的和异养性的（图13-8）。它的主要能源是从外面带到河水里来的物质（外来物，allochthonous）。能量可来自从水面上方的草木落下的或由风吹到水里来的枝叶，亦可来自透过垂叶时溶解了叶面上具有丰富养料的渗出物而落入水中的雨水。由于上述这些养料的来源是风和雨，所以这种输入被理解为气象学途径（meteorological pathway）。其它的各种输入靠地质学途径（geological pathway），即通过潜流从周围林区、农田区和居民区淋溶带来的养料，从上游水流带来溶解的养料和颗粒物质。许多河流通过倾倒入水里的垃圾和工业废物从机械途径接受输入。一个较少的养料的生物学来源主要由长在岩石上的硅藻和具根的水生生物，如水藓（*Fontinalis*），就地通过第一性生产提供（自产物，autochthonous），即使在第一性生产可能是大量的缓流中，具根的水生生物也只提供少量的能源。只当植物死亡并且产品变成可以利用的屑粒物质时，它们才变得重要。能量通过两条途径被消耗掉，一条是地质学途径（通过供养下游河系的水流），另一条是生物学途径（通过呼吸作用以热的形式消失）。

有关河流生态系统的能流的报道比森林生态系统更缺乏，只有对位于新罕布什尔北部的哈巴德森林的、两岸布满森林的贝尔河的稍微深入一点的能量收支研究可供引用 (Fisher and Likens, 1973)。表13-2列出了这条河的能量收支。能量输入的99%以上来自周



图13-8 河是具有大量来自外源能量输入的开放性生态系统。在这幅假设的河流生态系统模式图中，揭示了河流生态系统中能流的相互关系。注意：输入主要依赖于陆地能源物质和上游流入物，以及粗粒有机物质（CPOM）、细粒有机物质（FPOM）和可溶性有机物质的作用。初级生产量对能流贡献极小极小。能量估算依据 Fisher 和 Liken (1974) 的贝尔河资料

围林区和上游水域，由水藻生产的初级生产量还不到总能量供应的1%。河流中水藻是缺乏的。来自草木枝叶和雨水（气象学上的）输入占能量输入的44%，而地质学方面的输入占56%。能量以三种形式输入：粗粒有机物质（CPOM），以各种枝叶和屑粒为代表；细粒有机物质（FPOM），以各种漂移物和小粒物质为代表；可溶性有机物质（DOM）（有关这些能源的详细资料见 Cummins, 1974）。在贝尔河中，地质学上的输入的83%和总能量输入的47%是DOM形式。有机物输入的66%被水冲到下游，剩下的34%当地利用。

由于大多数河流接收的基本能量是由陆地提供的，因此半数以上的第一级（first-level）消费者是以屑粒为食的动物就不奇怪了（见图13-9；参阅 Cummins, 1974, 1975）。在落叶期，叶从河上方的树上飘落到水面上，并向下游漂泊，当受到堤岸、各种碎片和石头的阻拦时就停下来。由于水的浸泡，叶子沉到河底。在河底，因为水溶解了它的组织中的可溶性物质，很快就失去5—30%的干物质。这种淋溶出的物质成了可溶性物质（DOM）之一部分。在一两周内，随温度而定，细菌和真菌就侵入叶子的表面。当微生物开始它们的工作时，叶子就被食屑粒动物——以CPOM为饵料的昆虫幼虫——侵吞。这些屑食性动物有：大蚊科（*Tipulidae*）、毛翅目（*Trichoptera*）和

表13-2 贝尔河全年能量收支

项 目	全 河 ^{a)} (公斤)	千卡/米 ²	%
输入			
枯枝落叶			
叶	1,990	1,370	22.5
枝	740	520	8.6
杂物	530	370	6.1
风吹入			
秋天	422	290	4.8
春天	125	90	1.5
降水	43	31	0.5
上游输入			
CPOM	640	430	7.1
FPOM	155	128	2.1
DOM (上层)	1,580	1,300	21.5
DOM (下层)	1,800	1,500	24.8
水藻生产量	13	10	0.2
总输入	8,051	6,030	99.9
输出			
运往下游			
CPOM	1,370	930	15.0
FPOM	330	274	5.0
DOM	3,300	2,800	46.0
呼吸			
大消费者	18	9	0.2
小消费者	2,930	2,020	34.0
总输出	8,020	6,039	100.2

a) 以公斤表示的收支不平衡，因为估算成分的能量不同。

CPOM——粗粒有机物质；

FPOM——细粒有机物质；

DOM——可溶性有机物质。

𫌀翅目 (Plecoptera) 昆虫等。它们撕碎来作为屑粒食料的这种CPOM，要不是有细菌和真菌在其上面生长的话，它们所食进的能量是微乎其微的 (Cummins, 1974)。它们摄取的这种物质，大约有40%被同化，60%则以粪便形式排出体外。由于屑食性动物的粉碎和微生物的部分分解，叶子于是变成FPOM的一部分，包括一些沉淀的DOM。在向下游漂移过程中，FPOM被别的类型的食屑粒者、采食者〔包括特别是蚋科 (Simsidae) 和纹石蛾属 (*Hydropsyche*) 的织网毛翅虫的幼虫〕所摄取。屑粒食者和采

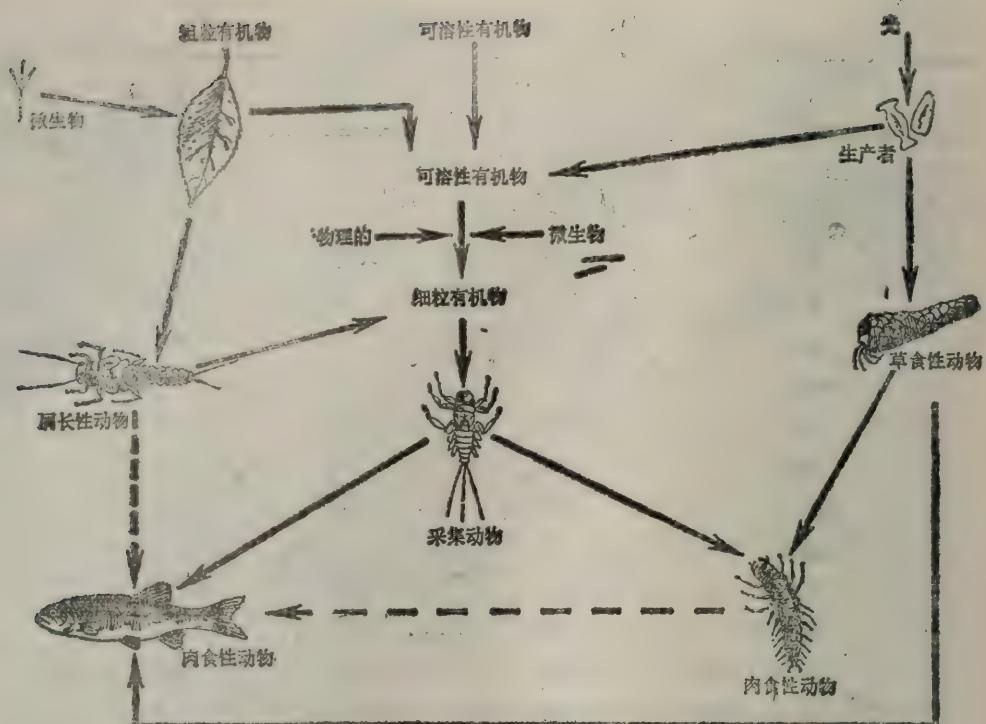


图13-9 突出结构和功能的河流生态系统模式图。表示各类叶子和其他粒状有机物和可溶性有机物的加工过程。阔叶、针叶、种子、树皮和花草代表粗粒物质，这些物质被水生真菌侵染。硅藻代表小的生产者，水藻代表大的生产者。两者在河中负责生产小批量的初级产品。大蚊和毛翅目昆虫的幼虫以及蜻蜓目的若虫在消费者中是屑食性的；蜉蝣若虫代表采集动物；毛翅目幼虫代表刮食性或草食性动物。次级消费者即肉食性动物，如杜文鱼和鲤鱼以及鱼蛉和蝶的幼虫（依Cummins, 1974而修改）

食者都以屑粒物质为饵料，而别的类型的初级消费者、刮食者，包括水鳌子和大量的迁移性毛翅目幼虫都以覆盖在石头和砾石上的藻为饵料。被它们刮散落的这种物质大部分作为FPOM漂移。以屑食者和刮食者为饵料的是肉食性昆虫的幼虫（如大力鱼蛉）和鱼〔如杜文鱼（*Cottus*）和鱥〕。至于这些食肉类，它们不是单靠河中的昆虫为食，还大量吃外来的物质。在北部的西弗吉尼亚河中，河鱥从3月至5月大量采食水生生物，这时河里无脊椎动物极为丰富。在6月，鱼的食性明显地转移到落入河里的陆生无脊椎动物。7月到9月，这种陆生无脊椎动物占鱼食总量的60—80%（Redd和Benson, 1962）。由于河流生态系统依赖外部输入的能量，所以同湖泊和陆地生态系统大大不同，湖泊和陆地生态系统的能源是本系统内部的初级生产物。

泉 水

许多河川发源于森林和牧场中的地泉露头。一眼泉水是以地孔中冒出的一股地下水的汇流。泉水大小是不一样的，从通过细小的渗漏孔渗到地面形成一片浸渍地到从岩缝或被渗漏水冲开并扩大的开口涌出。如果流速可观，则在龙眼周围形成几乎没有悬浮物质的各种水池。径流水浸蚀出一条沟渠，即河的开源，而可沉淀的矿物就沉积在水池的附

近。

从生态学的观念来看，泉池作为一种天然恒定的水生环境是重要的。比起湖泊和江河来，它的温度是相对稳定的，它的化学成分和水的流速也是稳定的。各种生物并不改变水池中的生境，因为水一被光合作用和水生生物改变，几乎马上就由地下冒出的水取代。

从生产的观点来看，泉水可分为自养和异养两类。大泉，即那些第一流泉，如弗罗里达州的著名银泉，通常是自养的，并且提供许多生长中的像藻类和潜水水生植物那样的生产者生物。浮游生物通常是缺乏的。这种基础养育着一个水生昆虫、腹足类软体动物、鱼和甲鱼的消费者金字塔（见Odum, 1957a, b）。各种牧场泉是异养的。由于群落作为一个整体，大部分被同化的能是由输入的有机物碎屑所提供。初级生产是少量的，而草食性动物产量是大批的，因此碎屑食者成了泉水动物区系的大多数（Teal, 1957）。

纵 向 分 布 带

一般情况下，急流生态系统，从河的上游或河源直到水流缓慢的辽远下游，都表现出生物的纵向分布带。在带与带之间并没有精确的分界线。像河鳟、杜文鱼以及横翅目昆虫等某些组合体现了上游流急、水温低的特点。在下游，坡度减缓、水暖，小口鲈取代了河鳟，而在水流平缓的深河里，鲶鱼、大口鲈以及狗鱼取代了小口鲈。纵向分布带虽然是某种连贯的整体，但有时表现出许多不连续性。急流群落，根据沿河水域环境的变化情况，在下游既可能重复出现，又可能不出现。

对纵向分布带进行分门别类，尽管作了大量的尝试，但都没有成功。因为特殊的生态系统，作为一个统一体是不能分割开的。Illes和Botosaneanu (1963) 曾建议，在发生最大的动物区系变化的那些部位，那些统一体能够被划分。他们把激流生态系统分成泉水系（珍泉，eucrenon）；泉溪区（次泉，hypocrenon）；急流至小川系（溪流，rithron），这些地方平均温度达20°C；还有缓流大江（河，potamon），这些地方温度高达20°C以上，并且底部主要是沙和泥。

人 类 的 影 响

几乎没有一条河不在某些方面受到人类，通过淤泥、污水和工业废物的污染的影响。发生生态学变化的大小取决于污染的种类以及在时间上和空间上污染量。

工业污染在较大的江河中最严重并非常复杂。有些生产工艺过程，从河里抽水作冷却用，当用过的水回送到河里来时，升高了河水的温度并降低了溶氧。用于冲洗和化学过程的处理水，把具有坏味道，难闻气味，甚至有毒的物质带到河水里来。来自化工厂的排弃物和纸浆厂及造纸厂的含硫废物对水生生物都有严重危害。不毛之河底和被染成棕色的河水就是对污染的无声证明。许多化学废料，单独来说也许是无害的，但与别的化学物质发生反应就产生出具有剧毒的物质了。单独百万分之二（2 ppm）的铜和百万分之八（8 ppm）的锌对鱼并无害处。然而，两种物质联合起来，那怕是百万分之零

点一(0.1ppm)就会把河里的鱼全部杀死。鱼和其它水生生物大规模地惨遭杀害，正是由于这类化学污染物意外地流入河里造成的。最近以来，洗涤剂已经成为一个问题。从煤矿(不论深浅)排出的酸性水已经毁灭了煤矿地区的河系生物，还降低了河系的细菌的活性，从而阻碍了污水和其它有机废物得到生物净化。

随着原子时代的到来，从铀提炼厂和原子能发电厂推出的放射性废物已经提出了严重的问题。河流不能像它们能自身净化有机废物那样自然地净化放射性废物。放射性物质在被带到下游的过程中，尽管会被稀释得愈来愈稀少，但总有一些沉底，另一些被水生动植物摄取吸收。此外，即使放射性物质在河流和湖泊中数量极少，也可以通过食物链在生物组织中被浓集到千万倍。一条被附近液态原子废料处理区的渗漏物污染的河流，把溶解的放射性物质注入某一湖内，生活在这个湖中的鲈鱼，其骨骼内积聚的放射性⁹⁰Sr的量要比该湖水中的量多3000倍(Ophel, 1959, 1963)。

未经处理的废物倒入河中，会突然改变这条河里的生物学条件，即使是从废料处理厂倒出的、营养丰富的物质也能搅乱生态稳定。各种河可以靠自然过程和通过细菌分解有机物而自身净化。这种净化所需要的时间取决于污染的程度及河的特性。一贯氧气饱和的急流河，自身净化要比缓流河快得多。污水一进入河流，它就被分散开，而固体物则沉到河底被需氧细菌降解。这虽然消耗氧气，但所损耗掉的却由从空气中吸收到河水里的更多的氧气补充。在排泄废物区域，水中所含的二氧化碳和硫化氢是大量的，正常情况的河流生物，尤其是脊椎动物和软体动物都缺乏，而占优势的生物由大量的原生动物、蚊子幼虫以及管尾蝇幼虫(tubifex worms)组成。在这种主动分解的河段以下，流水冲稀污染物。尽管条件得到改善，但河流远非正常。绿藻虽然出现了，但数量不多；细菌依然极为丰富，但氧气却减少了。再下游，污染物进一步冲稀，溶氧比较高，生物体能耐受这种条件，例如鲤鱼、鲶鱼、摇蚊幼虫和原生动物都栖居于这种水域。最后水重又变得清洁而新鲜，正常的鱼和无脊椎动物种群又出现了。

但是，也有很多下游环境变坏的河流。河水刚从它的污染情况下得到一点恢复，就又有其它城镇的污水倾倒进来。结果河流承受的污泥浊水大大超过自身的处理能力，富氧环境不再存在，腐臭发生了。需氧细菌被嫌氧细菌取代了，正常的河流生物完全被毁灭。唯独保留腐败菌，于是乎河变成了臭气熏人的污水沟。

尽管水污染影响水生生物，但生物自己也在河中产生变化。在被严重污染的水中，管尾蝇幼虫、栉水虱属(Asellus)和摇蚊属幼虫的种群数量是如此之多，以致它们也降低氧的供应(Westlake, 1959)。单单摇蚊幼虫就能使氧含量降低到每英里河1.0ppm以下，稠密的植物群落因受到水中养分的刺激，引起河中氧含量的更大的昼夜和季节性变化。

由于农田、路边、建筑物的被侵蚀以及其它类型的土壤破坏而造成的淤泥是最不可忽视的污染，因为它是普遍的，又是常常不被人们注视的，而它产生的损害作用往往是持久的。淤泥可把一条水温低的、清澈透明的鳟鱼河变成一条暖和的、浑浊的、为耐受浑水和泥底的鱼儿栖居的河流。

淤泥毁坏河流生境(见图13-10)，改变环境、杀害水生生物。悬浮在水中的粘土遮住光线，妨碍水生植物的生长。淤泥沉到河底，覆盖了昆虫幼虫、贻贝和其它底栖生物的生活场所。淤泥还把污秽和其它有机物盖上，使它停留在一定地方，在那儿被分解，消耗氧气

供应 (Ellis, 1936)。以碎石生活为特点的代表性昆虫消失了，营洞穴生活的代表性昆虫出现了 (Eustis 和 Hiller, 1954)。赤水虫代替了毛翅目和蜉蝣目昆虫。资料证明，高度浑浊的水由于淤泥堵塞鳃盖及鳃丝而杀害鱼儿。这是因为水不能到达鳃丝，血与氧气不能接触，所以鱼儿迟早会由于二氧化碳潴留，或血液缺氧，或两者同时发生而死亡。同样，软体动物的外套膜和鳃既会被泥沙堵塞，又会被泥粒损伤 (Cordone 和 Kelley, 1961)。含淤泥的水流过鳟鱼和鲑鱼的沙窝和产卵区 (redds) 能引起卵的严重死亡。淤泥堵塞沙砾之间的空隙，减少通过产卵区的水流，并在卵上沉积。由于冲洗卵的水量不足，卵就会因缺氧而死亡。数千英里的鳟鱼和鲑鱼水域毁于淤泥，这比任何其它原因减少这些鱼的自然繁殖都要严重得多。

对天然河流的最新威胁之一是修改河道。人们为了达到控制洪水和发展农业之目的而开掘改直河道，从而把几百英里弯弯曲曲的盛产鱼类的河变成了贫瘠的毫无诱惑力的排水渠。挖掘和改直河道毁灭了底栖生境。整条渠道被修得大体一致，而且增加了层流。新开河道几乎没有底栖动物，因为缺乏饵料、隐蔽所和繁殖场所，鱼都逃遁了。

拦水坝，不管它们的用途如何，都把大多数河段变成了湖泊。它们使洄游性鱼类灭绝，而使水中的浮游生物数量增加。假若水是从上层排除的话（水库里的水是分层的），那么水库下游的情况与天然湖下游的情况大体相同。倘若水是从冷凉的下层排出，那么即使是在夏季，江河的水温也是保持冷凉的，而且延伸到下游也仍然保持低温环境和保留冷凉水生境的生物。如果水库里的水用于灌溉和发电，那么水库里的水位就会忽涨忽落，从而使许多生物无法生活。

尽管放任自流的和弯弯曲曲的河流是多么迷人和使人高兴，然而它们的寿命却是不长的了。

摘要

从河源到河口，江河的特征有明显的变化。在山坡上，源头河是小的、浅的，往往水流急、水冷凉。生产量是高的，但养料被水流运到下游去了。激流水体中栖居的生物，为了在水流中生存，它们的体型或者流线型化，或者变扁以使其便于在岩缝中和岩石下藏身；或者，它们以各种各样的方式附着在基岩上。在下游，补流加多，流量增



图13-10 由于河堤的侵蚀和破坏而带到河里的淤泥被沉积在水流缓慢的河区

加，河槽宽而且深，水流也不那么急了。在低地，水流缓慢、河底淤泥壅塞。池塘和湖泊的代表性水生动植物代替了急流源头河的生物。但是，急流和缓流水体群落之间并没有明显的分界线。像草木连续、群落彼此逐渐地过渡都反映出温度、流速、常常还有pH值的纵向梯度。某些条件，譬如流速的改变就可以沿这种梯度再出现，随着这种变化，某些急流群落也就重复地出现。河流系统是异养的，在源头河，多达99%的能量是由河外供应的。当河流变得流缓、水深时，多少减少一点对外界的依赖性。能量大多数来源于各种枝叶、降水、潜流以及从上游运来的物质。能量有三个来源：粗粒有机物质(CPOM)、细粒有机物质(FPOM)和可溶性有机物质(DOM)。颗粒物质由微生物、屑粒性碎片食者和采集者加工。在流经城镇的大多数河中，其中的生物因受来自工业废物、污水、溶液的污染而遭毁灭。天然水体的生物被那些习于低氧浑浊水境的生物所替代。由于天然河被建筑拦河坝、疏浚和改直河道，我们的许多江河濒临破坏。

〔张国金译 谢仲屏 孙儒泳校〕

水生生态系统——海洋生态系统

第十四章 海洋环境的一些特征

淡水河流最终汇入海洋，陆地生态系统在海洋的边缘很快终止，但有一定宽度的过渡区。河水进入海洋的含盐水域，形成含盐量梯度。对于在盐水和淡水之间的缓冲水域能够独特地适应生存的生物，含盐量梯度为它们提供了栖息场所。栖居在陆地和海洋之间的生物能适应常常是严酷的环境，这种环境主要受潮汐的影响。超出这个地区就是开阔海洋，包括大陆架上面的浅海和很深的海洋。

海洋环境有许多非常不同于淡水环境的特征。海洋非常大，占地球表面的70%。太阳光能够透射的表层水的体积和海水的总体积相比较是很小的。这种状况再加上很稀的养分溶液，限制了海洋的生产量。海洋是很深的，在一些海域，几乎有4英里深。所有的海洋都通过海流而互相联系，它们受波浪的支配，受潮汐的影响，具有咸水的特性。

含 盐 量

开阔海洋的含盐量是十分恒定的，平均大约为千分之三十五。自从地球形成以来，这种含盐量很可能没有什么大的变化。虽然大量的盐分由河流带进海洋，但它通过与沉积物和细粒物质发生复杂的化学反应的方式，以大致同样的速度排除盐分。

海水含有的盐分主要是两种元素，即钠和氯，大约占海洋盐分的86%。加上其他主要元素，如硫、镁、钾和钙，构成海洋盐分的99%。然而，海水与单纯的氯化钠溶液不同，因为数量相等的阳离子和阴离子彼此之间并不平衡。阳离子比阴离子多2.38毫克当量。结果海水是弱碱性的($\text{pH} 8.0-8.3$)，有强烈的缓冲作用。这一情况在生物学上是很重要的。

海水中溶解的盐分数量常常以氯度或者盐度表示。由于海水通常混合得很好，所以海水中盐分的组成是恒定的；就是说，主要元素的相对比率变化很小。因此，测定最丰富的氯元素(见表14-1)就能够用作一定体积海水中含盐量的指数。氯以千分之几(%)表示，即以1公斤海水中含有多少克氯来表示。氯度可以换算为盐度，即1公斤海水中含有的总盐量。盐度与氯度的关系式可列出如下：

$$S (\%) = 1.80655 \times \text{氯度}$$

表14-1 盐度为35‰的海水的组成（主要元素，原有的）

元 素	克/公斤	毫摩尔/公斤	毫克当量/公斤
阳离子			
钠	10.752	467.56	467.56
钾	0.395	10.10	10.10
镁	1.295	53.25	106.50
钙	0.416	10.38	20.76
锶	0.008	0.09	0.18
			<u>605.10</u>
阴离子			
氯	19.345	545.59	545.59
溴	0.066	0.22	0.83
氟	0.0013	0.07	0.07
硫酸根	2.701	28.12	56.22
重碳酸根	0.145	2.38	—
磷酸根	0.027	0.44	—
			<u>602.72</u>

资料来源：K. Kalie, 1971, in O. Kinne, 1971, Marine Ecology (海洋生态学), Vol. 2, Part 1. Wiley-Interscience, New York.

注意：阳离子超过强阴离子（碱性）2.38毫克当量。

由于各种自然过程可以改变每个海域中水的数量，所以，海洋中各个地区的盐度是有变化的。盐度受如下因素的影响：蒸发、降水、水体的流动、不同盐度的海水的混合作用、沉向海底的不溶性沉淀物的形成、某一水体向另一水体的扩散等。在海水和空气的分界面附近，是盐度变化最大的地方。受这些自然过程影响的，是那些没有参与生物学过程的保守元素。海洋中最容易变化的元素，如磷和氮，是非保守元素，因为它们的浓度和生物的活动性有关。由于它们被生物所摄取（见第四章），所以在接近表层处，这些元素常常被耗尽，而在较深处却被富集。在海洋的一些地区，这些养分的一部分被上涌流重新带回表层。

盐度使居住在海洋中的生物受到一定的限制（见Kinne, 1971）。生活在海洋、河口湾和潮汐环境的鱼类和无脊椎动物，在盐度变动的条件下维持着渗透压。大多数海洋生物适应于高盐度；盐度下降，生物的数量也随着下降。

温 度 和 压 力

前面所作的关于温度和淡水的关系的论述同样适用于海洋（见图14-1）。虽然正如人们所预料的那样，海水的温差远远小于陆地上的温差，但是，海洋温度的变动是值得重视的。北极地区水域温度为-9℃，比热带水域的27℃要冷得多，海流比它们穿流而过的水体要暖一些或冷一些。近岸水的季节性温差和日温差大于开阔海洋。近岸水的表

层水温在黎明时最冷，在黄昏时最暖。一般说来，海水既不会比淡水的冰点低 $2-3^{\circ}\text{C}$ 以上，也不会高于 27°C 。在任何地区，深层海水的温度几乎是恒定的和冷的，都低于淡水的冰点。海水并没有固定的冰点，一定盐度的海水是在一定的温度下凝结成冰的。因此，纯水因结冰而分离出来，留下含盐量甚至更高的盐水。最后，成为冰和盐结晶混合的冻结冰块。随着温度的上升，这种过程就倒转过来进行。

和淡水不同，海水（盐度24.7%以上）由于变冷而比重更大。在 4°C 时没有达到最大的密度。因此，底层水的温度以 4°C 作为限度的现象就不适用于海水。然而，海洋底层水的温度很少低于淡水的冰点，一般平均为 2°C 左右，甚至在热带地区，如果海水足够深，底层水的温度也是这样。超过1英里深的海底，其温度为 3°C 。

海洋环境的另一个问题是压力。海洋中压力的变化从表层的一个大气压到最深处的1000个大气压。海洋中压力的变化比陆地环境大很多倍。压力对生物的分布有明显的影响。某些生物被限制在表层水体，那里的压力不太大，而另外一些生物则适应于生活在很大的深度。一些海洋生物，如抹香鲸和一些海豹，能够潜入很深的深度并且毫无困难地回到表层。

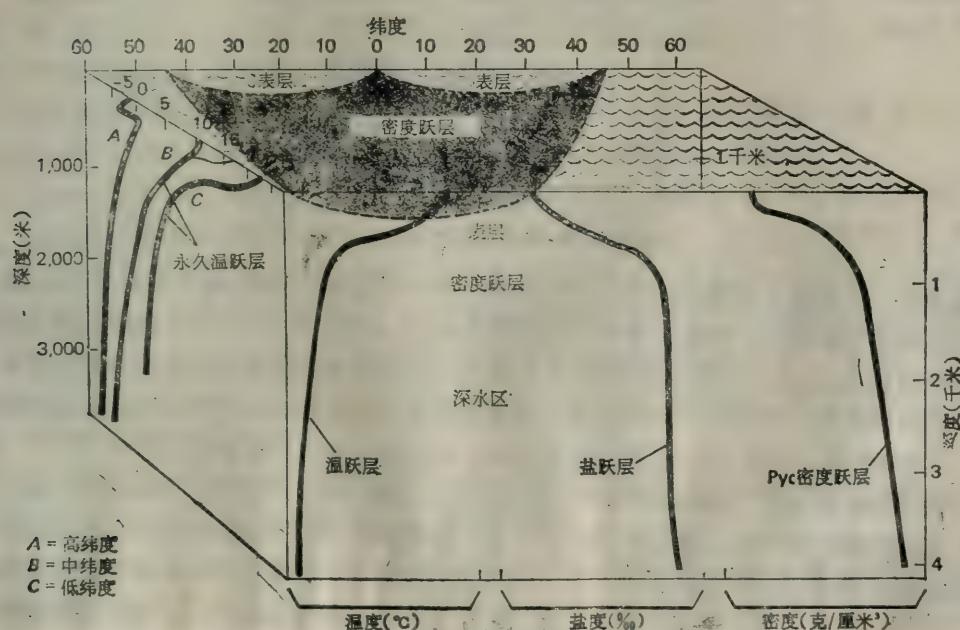


图14-1 海水温度和盐度的综合断面图。左侧面以一般方法说明海洋的温度断面。
(A) 北极地区或高纬度地区。注意：低盐度的较冷表层水是在较暖、含盐量较高的水层上面。
(B) 在中纬度，海水有季节性变化的表层温度和永久温跃层。
(C) 低纬度的海水具有稳定的表层温度和永久温跃层〔引自R.V.Tait, 1968, *Elements of Marine Ecology* (海洋生态学原理), Plenum, New York〕。

图的前面说明温度、盐度和密度跃层之间的关系。后面为海水水平分层的图解说明，注意纬度的差别〔引自M.Gross, 1972, *Oceanography* (海洋学), Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.〕。

成带现象和成层现象

正如湖泊呈现成层现象和成带现象一样，海洋也有这种现象。海洋本身可划分为两个主要部分：水层部分（即整个水体）和海底部（即海底区）（见图14-2）。水层部分可进一步划分为二个区域，即浅海区和海洋区，前者的海水是在大陆架之上。由于条件随着深度而变化，因而水层部分又可分为三个垂直层或者垂直带：从水面到大约200米处叫透光层，照度、温度和盐度在这一水层有明显的梯度。从200米到1000米叫中层带，这一水层只透射进非常少的光，温度梯度甚至更大，季节性变化逐渐消失。它有一个最小含氧层，并且常常含硝酸盐和磷酸盐最多。中层带之下叫深层带，这里除了生物发光之外，实际上是完全黑暗的，温度很低，压力非常大。

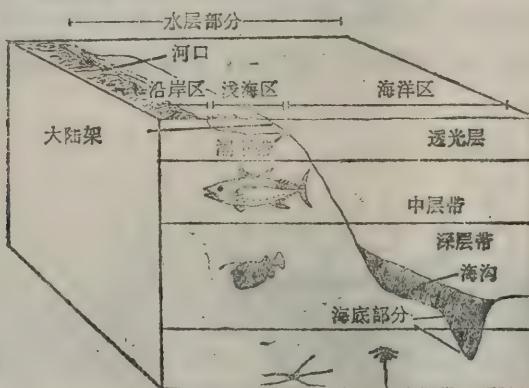


图14-2 海洋中各种区域的图解

海水的上层呈现出温度和盐度的成层现象。在300米以下的深度，温度通常是稳定的。在高纬度和低纬度地区，温度在全年保持相当的稳定（见图14-1）。在中纬度地区，温度随季节而变化，并且与气候的变化有关。在夏天，表层水变得较暖和较轻，形成一个暂时的季节性温跃层。在亚热带地区，表层海水经常被加热，形成一个明显的、永久的温跃层。在500米到1500米之间，存在一层永久的、但比较不明显的温跃层。

与温度梯度有关的是盐度梯度，即盐跃层，在纬度较高的地区尤其如此（见图14-1），丰沛的降雨量降低了表层的盐度，并且使盐度随深度而发生明显的变化。特别在中纬度地区，温度梯度和盐度梯度产生一种明显的密度梯度。随着深度的增加，水体形成密度分层。这种正常而稳定的密度成层现象称为密度跃层（见图14-1）。因为在开阔海洋，温度随深度，因而也随密度而发生明显的变化，所以，密度跃层常常与温跃层恰好重合。在密度跃层下面是构成海洋的80%的深水层。因为深层海水与高纬度的冷表层水有联系（见图14-1），所以深的海洋是冷的，并含有大量的氧。

波浪和海流

海面上的波浪是被风激起来的。在平静的水面上，风的摩擦阻力使水翻起细浪，由于风不断地吹，向细浪的陡面施加更大的压力，波浪因而开始增大。当风刮得更强烈

时，出现短暂的、不连贯的各种大小波浪；当波浪吸收更多的能量时，波浪继续增大。当波浪达到这样一个高度，即在这个高度上风所提供的能量等于破浪所损失的能量时，波浪就变成大家所熟悉的白浪，一直到某一高度为止，风力越大，波浪越高。

波浪是在开阔海洋产生的。风力越大，风区长度（在风向不变的风的吹动下，波浪能够无阻碍地传播的距离）就越长，波浪也越高。如果波浪传播出风区，或者如果风平息，锐峰波就变成能传播得很远的平滑长峰波，或叫涌浪，因为在它们传播时只失掉很少的能量。涌浪有波谷和波峰，它的高度是测定从波谷底部到波峰的距离。波浪的长度是测定从一个波峰到下一个波峰的距离。它的周期是两个连续的波峰经过一个固定点所需要的时间。这些测定没有一个是固定不变的，因为它们全都决定于风力和波浪的深度。

在海滩上破碎的波浪，并不是由远海流来的水所组成的。水的每个质点基本上停留在原来的地方，沿着与波形相一致的椭圆形轨道运动。由于波浪向前移动的速度与它的波长相对应，所以波群能量转移的速度只有单个波浪的二分之一，前面的波浪将能量转移给后面的波浪，然后消失，它的位置于是被另一个波浪所占据。因此，在海滩上破碎的涌浪是产生于远海的波浪所传递下来的。

海浪靠近陆地时，开始进入浅水域。波浪上涨得越来越高，直至波峰增长得太高而倒下来。海浪在海岸破碎时，它们将能量消耗于冲击海岸。它们撞击岩岸，或者在某一个地方冲掉沙质海滩，而在另一地方建立起新的海滩。

表面波浪是最显而易见的现象。但是，海洋同样有内波。和表面波相似，内波出现于不同密度水层的分界面。此外，还有前面已经论述过的驻波，即静振。

正像有内波一样，海洋中也有内海流。正如前面所述，表层流是由风、热量的收支平衡、盐度和地球自转引起的。在表层流动的水必须由别处流入相应的水量来补充。由于表层水变冷，盐度发生变化，因而在表层形成高密度的水（主要在高纬度地区），这种高密度的水发生下沉并流向低纬度地区。这些海流受到科里奥利力（水在流动时由于地球自转而引起的一种偏转）的影响。海脊也能使这些海流偏转或者阻碍它们，其他水体也会改变这些海流。结果形成了表层下面的三种主要水流系统：海底的、深层的和中层的海流，它们彼此间反方向地流动。

在赤道地区，有两股宽广的海流从东向西流动，这就是北赤道流和南赤道流（见图14-3）。在这两种海流中间是向东流动的赤道逆流。

北半球的海流主要流向北方，径直地转向东方，然后又转向南以完成其海流循环。在南半球，海流的方向是相反的，水向南流，然后向东、向北。南半球同样还有另一股很大的海流，即南极漂流，它自西向东环绕着南极洲流动（见图14-3）。

除这些海流之外，还有其他海流的补给。在北大西洋，有部分南赤道流加入向西流动的北赤道流，这两股向北流动的海流穿过佛罗里达海峡，流过巴哈马斯后，从北赤道流的另一支流获得补充，这两股海流汇合成墨西哥湾流。它向东北方向流动，在纽芬兰的格兰德滩附近与冷的、向南流动的拉布拉多海流相遇。这股水流又分成几股支流，沿着欧洲海岸向南流动，形成巨大的中心涡流，即马尾藻海——一个海水平静而缓慢地回转的地方。

在南大西洋，没有和墨西哥湾流汇合的部分南赤道流成为温暖的巴西海流，沿着南

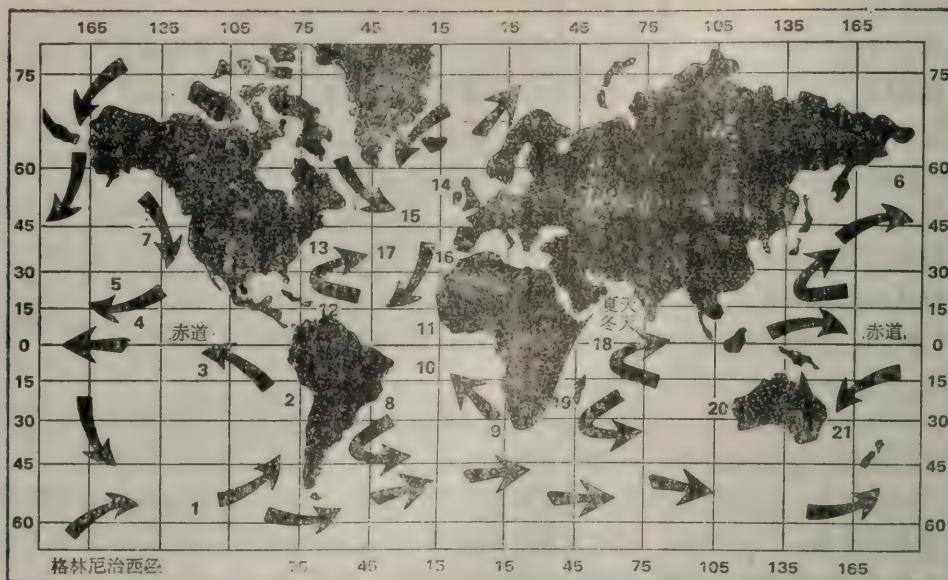


图14-3 世界的海流。注意海流的循环是如何受大陆地块影响的，各个海洋是如何通过海流而互相联系的。（1）南极西风漂流；（2）秘鲁海流，或叫亨博尔特海流；（3）南赤道流；（4）赤道逆流；（5）北赤道流；（6）黑潮；（7）加利福尼亚海流；（8）巴西海流；（9）本格拉海流；（10）南赤道流；（11）几内亚海流；（12）北赤道流；（13）黑斯克尔湾流；（14）挪威海流；（15）北大西洋海流；（16）加那利寒流；（17）马尾藻海；（18）季风漂流（夏天自东方来，冬天从西方来）；（19）莫桑比克海流；（20）西澳大利亚海流；（21）东澳大利亚海流（引自Coker, 1947）。

美洲海岸向南流动，汇入携带着冷水的本格拉海流，它所携带的冷水来自沿着非洲西海岸流动的南极漂流。

在南太平洋，亨博尔特海流（即秘鲁海流）携带着来自南极漂流的亚南极水，沿着南美洲海岸向北流动。风将表层水吹离海岸，被吹离的表层水被从深水层上涌的冷水所补充。

在太平洋，北赤道流向西流向菲律宾，在那里大部分北赤道流向东北流向日本。日本海流又分成两股支流，其中一股向南流向夏威夷，并且与流向东方的北太平洋海流汇合。北面的一股则与冷的亲潮混合，在阿留申和阿拉斯加的下方形成亚北极水体。这股水体向东流，成为阿留申海流，这一海流的一股支流在阿拉斯加海湾以西，另一支流向南沿着美国海岸流动，与加利福尼亚海流汇合，然后与北赤道流合并，完成它的大循环。

埃克曼螺线同样影响着次表层流。风使表层水开始运动。表层水又使下面的水层开始运动，这一下面的水层依次又使在它下面的另一水层开始运动，每一水层都比它上面的水层运动得慢一些，并且由于科里奥利力（地球自转偏向力）的影响而向右偏转。虽然螺线的一般流向与风向成直角，但在螺线的基部，水的流向与表层水的流向相反（见 Stewart, 1969）。

在沿岸区，表层水的埃克曼输送能够将深层水带上表层，这一过程称为上升流。风沿海岸平行吹动，将表层水吹离海岸，被吹离海岸的表层水被从深层向上涌的水所补充。虽然上涌的水是冷的，溶解氧含量也较少，但却富含养分，这些养分能维持浮游植物的繁茂生长。因此，上升流地区具有高的生产力。

潮 汐

牛顿的万有引力定律是物理学的基本定律之一。这一定律说明，宇宙中每一个物质粒子用一种力吸引着每一个其他的粒子，这种力与粒子质量的乘积成正比，与粒子之间距离的平方成反比。这就是为什么苹果掉到地上的原因，也是行星为什么围绕着太阳旋转的一部分原因。地球吸引着苹果，反过来苹果也吸引着地球，但由于地球的质量比苹果大得多，所以苹果掉到地上。同样，太阳和太阳系的行星彼此间也产生一种引力；太阳的质量最大，产生最强大的引力。地球和月球之间同样有一种引力。由于月球离地球比太阳近得多，所以它产生的引力等于太阳的两倍。太阳和月球的引力各自引起两次海水上涨。从月球穿过地球中心，延伸成一条假想线，由月球引起的两次海水上涨同时发生在假想线上地球相对的两边。靠近月球的一边，潮水上涨是由于引力的吸引；在相对的另一边发生涨潮是由于那里的引力小于地球中心。因为地球是以地轴为中心向东自转，所以潮汐向西推进。这样，地球上的任何一个地点，在每天的自转过程中将经过两次月潮（即高潮）和两次与高潮成直角的低潮。因为月球沿轨道环绕地球运转的周期是29 $\frac{1}{2}$ 天，因此，在连续的两次高潮之间平均的周期大约为12小时25分钟。

太阳也同样在地球上相对的两边引起两次潮汐；这些潮汐与太阳的关系就像月潮与月球的关系一样。由太阳引起的潮汐高度不及月潮的一半，所以太阳潮部分地被月潮所掩盖，但满月和新月这两个时间除外，在这两个时间里，地球、月球和太阳几乎成一直线，太阳和月球的引力是加性的，这时所引起的高潮特别大，发生最大的涨潮和落潮。这就是两星期一次的朔望大潮(spring tide)，这一英文名称来源于撒克逊语sprungen，意思是朔望大潮起因于海水的满溢和活跃的运动。当月球处在弦月时，月球的引力和太阳的引力成为直角，这两种引力彼此互相干扰，这时，高潮和低潮的差别就特别小，这就是小潮(neap tide)，这一英文名称来源于古老的斯堪的纳维亚语，意思是“勉强凑合”(barely enough)。

潮汐并不是一成不变的，在整个地球也不是到处都一样。在同一地点，随着月亮的盈亏，潮汐一天天地发生变化。在同一个自然区内，潮汐在几个地点可能有不同的表现。在大西洋，它的规律是半日潮，在墨西哥湾，交替着的高潮和低潮彼此有点不太令人注意，涨潮和落潮几乎有24小时的间隔，形成全日潮。混合潮在太平洋和印度洋是很普遍的，它是另外两种潮汐的结合体，在不同的地点有不同的结合，地区的差异是由许多可变因素引起的。地球环绕太阳和月球环绕地球的椭圆形轨道对引力有影响，就像月球的偏斜对引力有影响一样。月球的偏斜角与地轴有关。纬度、气压、离岸风和向岸风、水深、海岸的形状和振荡的自然周期或内波（即静振，见第十一章），都能改变潮汐的运动。

潮 汐 的 节 律

潮汐的节律产生一种不同于光和温度的环境周期性。海洋生物的近24小时的日节律与光和温度的节律协调一致。一些栖居于海洋潮间带的生物，它们的行为表现出与高潮和低潮周期相一致的节律（见Enright, 1975）。

由于在实验室中一些甲壳动物游泳活动的时间和强度与无规律的潮峰非常密切一致，所以，在野外的这种节律只能是潮汐的某些直接影响所造成的。同步因素（Zeitgeber）可能是什么，以前是不知道的。Enright (1965)用等足目动物*Excirolana chiltoni*做实验后提出，波浪的摆动所引起的机械刺激作用，即波浪的摆动所引起的动物的涡动，是使甲壳动物产生与潮汐周期相一致的内部节律的外部影响因素。当许多其他环境周期——白天和黑夜，被水淹没和露出水面——不起作用时，机械刺激作用是有影响的。

这种节律对于生存的好处是很明显的。对于这些动物，要避免在两次潮汐之间被遗留在海滩上因脱水而死，这样节律是必不可少的。假如在高潮时被埋在沙里的甲壳动物在潮峰之后努力游泳几个小时，那么，它们可能会随着波浪又退回到海滩上。

摘要

描述海洋环境特征的是盐度、波浪、潮汐和浩瀚。盐度主要是含有钠和氯，它们占海水盐分的86%。虽然海水盐分的组成是恒定的，但整个海洋的盐度是不同的，它受如下几个因素的影响：蒸发、降水、水体的流动和不同盐度的水体的混合作用。由于含有盐分，海水在4℃时没有达到最大的密度，只是因为温度低而变得更重一些。

像湖泊一样，海洋环境也呈现出成层现象和成带现象。由于海洋没有季节性的海水对流，所以正常地形成一种稳定的成层现象，称为密度跃层，它常常与温跃层恰好重合。海洋环境同样有由于风力而产生的表面波、存在于各水层的界面的内波以及与表层流逆向而流的次表层流*。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

* 原文为表层流，按文中的内容应为次表层流之误。——译者注

第十五章 河口湾、潮沼和沼泽

河 口 湾

所有江河的水最终都要流进大海，河流淡水汇入海洋盐水的地方称为河口湾。更确切地说，河口湾是沿岸海洋的半封闭部分，在那里海水被冲淡并且与来自陆地的淡水部分地混合。各地河口湾的大小、形状和水量都不相同，它们都受河流流经地区的地质状况的影响。当河水流到前海浸区时，河水所挟带的沉积物在静水的条件下沉积下来。这种堆积在河口湾上部形成了三角洲，使河口湾缩小。当泥沙和淤泥的堆积作用达到足够的高度，在低潮时能露出水面时，就形成潮成平地（见图15-1）。这些潮成平地将河口湾原来的河道分割开，使之成为交织河道。与此同时，海流和潮汐冲刷着海岸线和河口湾朝海面的沉积物，同样使河口缩小。如果沉积的物质比冲走的多，那么，就会出现沿滩沙埂、岛屿和半咸水泻湖。

非常复杂和易变的水流和盐度支配着河口湾的生物，河口湾的环境既不同于淡水，也不同于海水。河口湾的水流是由单向流动的河水与周期性海洋潮汐相互作用形成的。单向的河水流动随着季节、降雨而变化，周期性的海洋潮汐则因风而发生变化（Ketchum, 1951; Burt和Queen, 1957）。由于水流很复杂，所以，要对河口湾作出概括性说明是很困难的（见Lauff, 1967）。

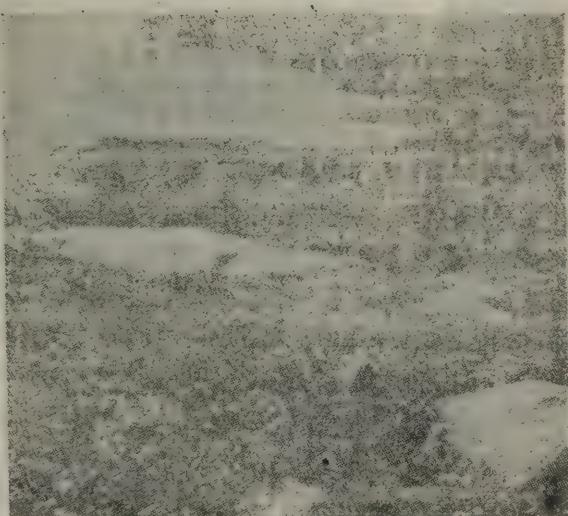


图15-1 覆盖着蓝贻贝的泥质潮间平地

河 口 湾 的 性 质

盐度常常在一个潮汐周期内发生垂直的和水平的变化。盐度的垂直分布可能从水面到水底都是一样的，也可能完全是分成层的，淡水层在上部，浓的盐水层在底部。当水流，特别是涡流强大得足以使水从顶部直到水底发生混合时，盐度是均匀的。在一些河口湾，低潮时盐度可能是均匀一致的，但在涨潮时，一层表层楔形海水溯河向上流动，比底层水要快一些，因而使盐度不稳定，密度层次是颠倒的。当较轻的淡水上升时，在

表层的海水则往下沉，从表层到底层发生混合，这种现象称为潮汐充分混合作用。在一些河口湾，强风也能使海水与淡水混合（Barlow, 1956）；但当风停息时，向海流动的河水以薄的表层水覆盖在溯河流动的海水上面，逐步与海水混合。在盐度水平分布方面，含盐量最少的水是在河口处，含盐量最大的水是在河口湾出口处（见图15-2）。水平的成带现象主要取决于进潮水流和落潮水流所引起的偏转作用。在北半球的所有河口湾，向外流的淡水和向内流的海水由于地球的自转而向右偏转，结果，靠左岸的盐度较高。

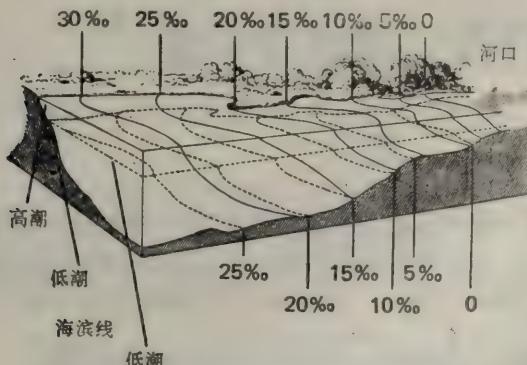


图15-2 一个河口湾的示意图，说明在高潮和低潮时，从河口到河口湾盐度的垂直和水平成层现象。在高潮时，流入的海水使河口湾到河口的盐度增加；在低潮时，盐度下降。请注意由于较轻的淡水是在密度较大的海水上面流动，盐度是如何随着深度而增加的。

时的盐度最低。有时，盐度的这种变化可能相当快。例如，在1957年初，一场大雨解除了得克萨斯州历史上最严重的干旱，结果，在得克萨斯海岸中部的梅斯基特湾巨大的河流流量在两个月期间将盐度降低30%以上。在最干旱时，盐度为35.5—50%，而在干旱解除后，盐度为2.3—2.9%（Hoese, 1960）。这样迅速的变化对于河口湾的生物有深刻的影响（将在下面加以讨论）。

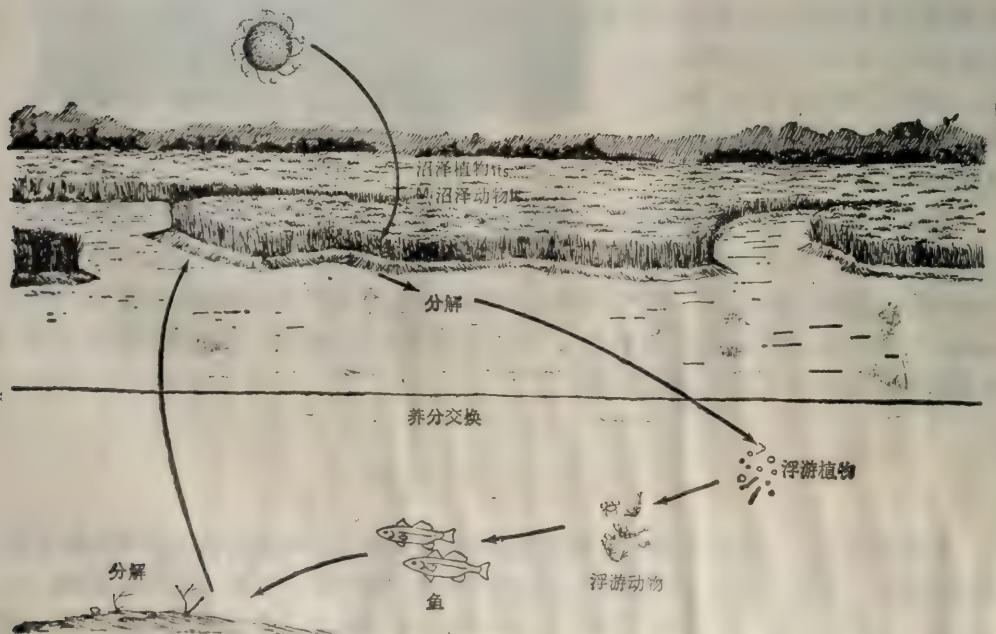


图15-3 盐沼与河口湾在养分循环中的关系 [根据C.N.Schuster, Jr., The Conservationist (自然资源保护者) 21 (1966), 27改画]

海水的盐度大约为35‰，淡水的盐度为0.065—0.30‰。由于各地河流所挟带的金属离子浓度不同，所以各个河口湾的盐度和化学性质也不同。河口湾水体的溶解盐类和海水中的大致相同，但从淡水到海水，有一个浓度变化梯度（见图15-2）。

例外的情况存在于河口湾的蒸发量超过从河流流入的淡水量和降水量的地区（负性河口湾）。这种情况引起河口湾的上端盐度增加，而水平的成层现象则相反。

河口湾的温度周日性和季节性的变化相当大。河口湾水体被太阳辐射、人流水和潮汐所加热。在泥滩海滨上，高潮可能使河口湾水体变热或者变冷，这决定于不同的季节。河口湾水体的上层，在冬天可能比底层水冷一些，而在夏天则暖一些，和湖泊一样，会因此而使上层水和底层水在春天和秋天发生对流。

不同盐度和温度的混合水体起着养分捕集器（nutrient trap）的作用（图15-3）。流入的河水往往使河口湾贫瘠，而不是使之肥沃，但磷除外。养分和氧被潮汐带进河口湾，如果发生垂直的混合作用，这些养分没有被带回海洋，而是在生物、水和水底沉积物之间来回循环。

河 口 湾 的 生 物

栖居在河口湾的生物面临两个问题：保持位置和适应盐度的变化。大多数河口湾生物是底栖的和牢牢地附着在水底、埋在软泥里，或者居住在小缝隙和座生生物的裂隙中。栖居在此的能活动的动物主要是甲壳动物和鱼，大部分是在高含盐水的近海处产卵的生物的幼体。浮游生物完全受水流的支配。由于从河流向海流动的水流和落潮将浮游生物冲到海里，所以浮游生物种群的特征决定于环流的速度或者冲刷的时间。如果环流太强，浮游生物种群就可能比较小。在夏天，浮游植物在近水面处和在含盐度低的区域密度最大。在冬天，浮游植物的分布比较均匀。对于一个成为河口湾所特有的任何浮游生物种群，它们的繁殖和补充量必须能够和种群由于自然过程所造成的损失相互平衡（Barlow, 1955）。

盐度支配着河口湾里生物的分布。

河口湾的生物基本上是海洋生物，能够忍受典型的海水。除了溯河产卵的鱼外，没有淡水生物栖居在那里。有一些栖居河口湾的动物不能忍受低盐度，它们随含盐量梯度的下降而减少。固着的和能够稍微地活动的生物有一个最适宜的盐度范围，在这个范围内它们生长得最好。如果盐度超出这个范围的任何一端，这种生物种群就减少。沙蚕和钩虾这两种动物就说明这种情况。有两种沙蚕——*Nereis occidentalis* 和 *Neanthes succinea* 栖居在北美洲南部沿岸平原的河口湾。*Nereis* 在高盐度时数量较多，*Neanthes* 则在低盐度时最为繁茂。在欧洲的河口湾，钩虾（*Gammarus*）是底栖动物的重要成员。*Gammarus locusta* 和 *G. marina* 是典型的海洋生物，它们不能进入河口湾很远。它们被居住在河口湾的另两种——*G. zaddachi* 和 *G. salinus* 所取代，前者生活在河口湾向陆的一端，后者在分布地区向海一端与 *G. locusta* 的分布部分重叠。

在河口湾水体内，活动生物的大小对其活动范围有影响，这一点在河口湾的鱼类中表现得尤为明显。有一些鱼类，例如鲻，在淡水和低盐度水的分界面产卵（见图15-4），幼鱼和小鱼在成熟时顺流游向盐度较高的水域。因此，对于鲻来说，河口湾是幼鱼的苗场



图15-4 半溯河产卵鱼——雄与河口湾的关系（引自Cronin和Mansueti, 1971）

和索饵场。溯河产卵的生物，例如美洲河鲱，在淡水产卵，而它的小鱼却在河口湾度过它们的第一个夏天，然后游向大海。另一些鱼类，如石首鱼，在河口湾产卵，而它的幼鱼则逆流游进浮游生物丰富的低盐度区域寻食。其他如鳀，进入河口湾是为了寻找食物。一般说来，海洋生物中途游向淡水，并没有被淡水生物所取代。实际上，从河口湾到上游地区，平均物种数是逐渐减少的（Wells, 1961）。

由于河口湾的盐度变化很大，所以生物必须能适应渗透压变化。有一些生物用肾、焰细胞和有伸缩性的液泡以和进入体内一样快的速度排出过剩的水。另外一些生物用体壁强烈收缩的方法增加其体内的静水压力。盐分滞留则是另一种方法。第四种解决办法是，通常在河口湾动物中生长着一种不可渗透的覆盖物，如腹足类、蛤、虾和蟹等。蛤在低盐度期间紧闭蛤壳，以贮存的糖原进行厌氧利用；这种能源一旦耗完，蛤壳就必须张开，如果这时盐度没有恢复到可以忍受的范围，蛤就会受到伤害。

盐度的变化对生物幼体的损害通常比成体更严重。牡蛎和荔枝螺的缘膜幼虫比成体更容易因低盐度而死亡。淡水的突然流入，特别是在飓风或者大雨之后，盐度急剧降低，使牡蛎以及与它生活在一起的生物的死亡率很高。当解除干旱的大雨急剧降低得克萨斯州梅斯基特湾的盐度时，能忍受高盐度的海洋固着生物和底内动物中的软体动物全部死亡。牡蛎属的*Ostrea equestris*和贻贝属的*Brachidontes exustus*等耐高盐度生物群落被牡蛎属的*Croassostrea virginica*和贻贝属的*Brachidontes recurvus*所取代。盐度的迅速下降并没有使鱼类或其他能游动的生物发生死亡，它们显然游出这个低盐度区域（Hoese, 1960）。

牡蛎床和牡蛎礁是河口湾显著的生物群落。在这里，牡蛎是主要的生物，生命就在它的周围循环不息。牡蛎在潮间带可以附着在各种坚硬的物体上。牡蛎也可形成牡蛎礁，在那里，活的牡蛎簇团粘附在已经死亡的牡蛎壳上生长。牡蛎礁常常与潮汐的水流成直角。潮汐带来作为食物的浮游生物，带走废物，清除掉牡蛎上的沉积物和碎屑。

和牡蛎在一起的有结壳生物，如海绵、藤壶和苔藓虫，它们附在牡蛎壳上，依靠牡蛎或者藻类获取食物。牡蛎蟹从牡蛎的鳃获取食物（Christensen 和 McDermoth, 1958），有一种小塔形腹足类软体动物是外寄生生物，它们从牡蛎的嘴中获取体液和体组织碎屑作为食物（Hopkins, 1958）。在牡蛎的下面和中间栖居着多毛类环节动物、十足类甲壳动物、瓣鳃类软体动物和大量其他生物。实际上，从牡蛎床中已经采集到303种不同的生物（Wells, 1961）。

潮 沼

在河口湾周围的冲积平原上和在沙嘴鱼礁、沿岸沙坝和岛屿的掩蔽处，有一种独特的生物群落——潮沼生物群落（见图15-5）。虽然从表面上看来，潮沼好像是一片草浪起伏的田地，但实际上它们是有特色的和显然是有区别的植物群丛复合体。形成这种复合体的原因仍然是潮汐和盐度。在植物分异方面，潮汐可能起着最重要的作用。在最外面的潮成平地上，盐沼植物一天两次被海水淹没，然后又露出水面让太阳充分曝晒。它们的根系伸展进排水不良、通气不好的土壤中，这种土壤的土壤溶液含有不同浓度的

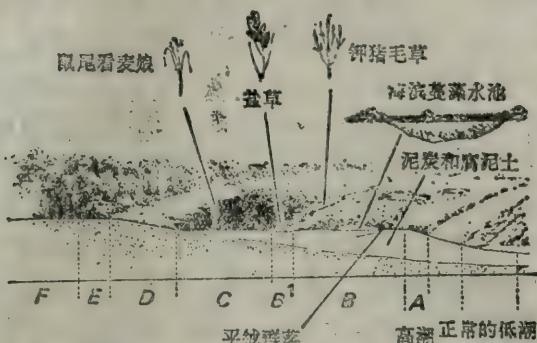


图15-5 美国东北部大西洋海岸上的一个潮沼略图。注意潮流的交织河道和沼泽植被的成带现象，这种成带现象反映出水深梯度和盐度梯度。(A) 平滑网茅 (*Spartina alterniflora*) 带, (B) 伸展网茅 (*Spartina patens*) ; (B') 海蓬子属 (*Salicornia*) 植物和盐草属 (*Distichlis*) 植物; (C) 鼠尾看麦娘, 灯心草属 (*Juncus*) 植物; (D) 草地——柳枝稷, 网茅属 (*Spartina*) 植物; (E) 灌木带; (F) 森林 (本图绘制的资料来源：部分根据Miller和 Egler 1950年的资料、Chapman 1960年的资料以及作者的照片和素描)

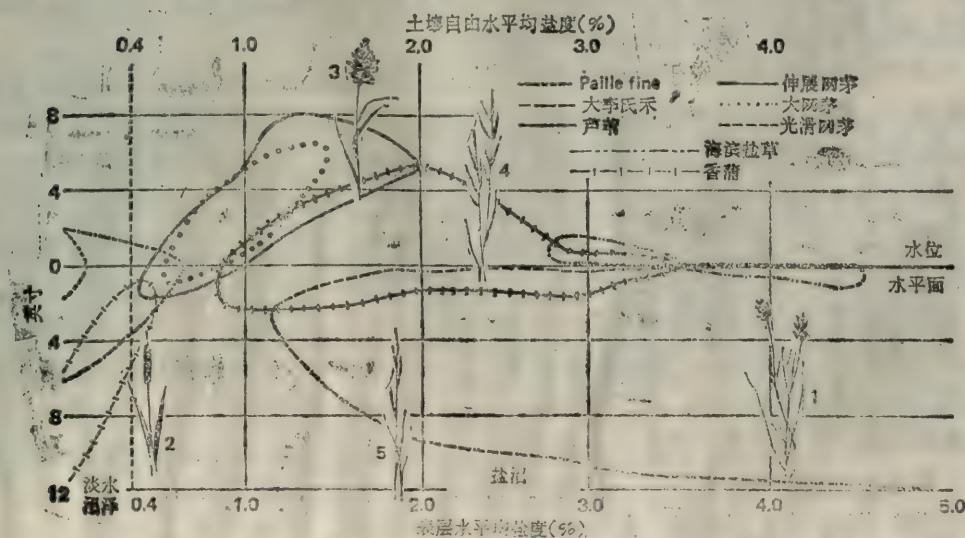


图15-6 淡水植物和盐沼植物中优势种的大致分布范围与水和盐度的关系 [根据 Water, USDA Yearbook of Agriculture (美国农业部, 农业年鉴), 1955, p.450改编]

盐分。只有能忍受大范围含盐量的植物才能在这样的条件下生存下来（见图 15-6）。因此，从海的边缘线到高地形成许多植物带，每一个植物带可以根据它们本身的颜色辨认出来。

结 构

在大多数情况下，潮汐盐沼是从泥地或者沙滩开始的。首先生长的是藻类，如果水足够深，还生长大叶藻。由于有机碎屑和沉积物的累积，在欧洲的海岸，大叶藻被盐沼的先锋植物——碱茅 (*Puccinellia*) 所代替。在北美洲东海岸，则被海水网茅和平滑网茅所代替。这些植物挺立，多叶，高可达10英尺，在每次高潮时，它们被淹没在海水中。海水网茅形成一条介于前面的开阔泥地和后面的较高草地之间的地带。高大的网茅作为一种潮湿草地植物是独一无二的。在植物群丛下面，没有枯枝落叶层累积，强大的潮流将网茅下的地面冲洗得干干净净，留下的只是厚厚的黑色腐泥。

由于潮水带进来并沉积下来的细小有机碎屑被后来的沉积物所覆盖，因而形成缺氧环境。在这里，细菌和线虫以有机质为食，通过氧化和还原反应的方法利用这些有机质 (Teal 和 Kanwisher, 1961)，结果产生如沼气、硫化氢和亚铁化合物等最终产物的累积作用。还原作用的加强抑制了生物的活动。实际上，如果用氧气供给腐泥中的细菌，它们的能量降解速度可增加二十五倍。因此，潮沼是一个垂直的成层系统，在这个系统中，表层的自由氧很丰富，在腐泥中则缺乏自由氧，在这两个极端之间是氧的扩散和混合层。

潮沟交织分布于盐沼上，其裸露的沟岸上生长着稠密的腐泥藻类种群——硅藻和甲藻，它们全年都能进行光合作用。在夏天，高潮时光合作用最强；在冬天，低潮期间，当太阳晒暖沉积物时，光合作用最强 (Pomeroy, 1959)。有些藻类在落潮时被卷走，成为河口湾浮游生物的一个暂时组成部分，这对于滤食性动物如牡蛎是有好处的。因此盐沼的功能是作为河口湾的食物和肥料的来源。

平滑网茅能很好地适应于生长在潮间平地上，它是这里唯一的植物，对海水有很高的忍耐能力，能够生长在半淹没的环境中。它通过在细胞中有选择性地浓集比它周围的海水浓度更高的氯化钠的方法，能够生长在含盐的环境中，因此它能够维持住渗透压。为了排除它本身过多的盐分，在网茅的叶子内有特殊的盐分泌细胞。随盐分分泌出来的水分蒸发掉，在叶面上留下闪闪发光的盐结晶，随后被潮水冲洗掉。为了使扎在缺氧污泥中的根系能得到空气，网茅有空心管从叶子一直通到根部，氧气通过空心管进行扩散。

高平滑网茅生长在平均低潮位和平均高潮位之间的那部分潮沼上。在平均高潮位附近，高平滑网茅明显地被高位潮沼植物所取代。高位潮沼的较低地段和潮间带上部的优势植物之一仍然是平滑网茅，但形状短小。短小平滑网茅在外表上是短小、带黄色、几乎呈绿泥石色，它与在整个潮沼上的潮沟沟岸上生长着的暗绿色高平滑网茅形成鲜明的对照。和短小平滑网茅生长在一起的是肉质的、半透明的海蓬子 (*Salicornia* spp.)。它在秋天变成鲜红色；匙叶草 (*Limonium carolinianum*)、平俯滨藜 (*Atriplex patula*) 和海滨碱蓬 (*Suaeda maritima*)。

短小平滑网茅通常生长在较低的、排水较差的高潮沼上。在高出平均高潮位大约 2

英寸的微升高地上，短小平滑网茅被一种与它有亲缘关系的伸展网茅 (*Spartina patens*) 和海滨盐草 (*Distichlis spicata*) 所取代。伸展网茅是一种细小的禾草类，它生长得非常茂密，形成一种很少其他植物能和它生长在一起的密集草丛。早年死亡的植物堆积在现在正在生长的植物下面，覆盖着地面，遮断了阳光，使地面一年到头都保持潮湿。在土壤盐度比较高或者有积水倾向的地方，伸展网茅被盐草 (*Distichlis*) 所取代，或者两者生长在一起。当微升高地再上升，高出平均高潮几英寸和如果那里有一些淡水侵入时，伸展网茅和盐草可能被鼠尾看麦娘、针茅状灯心草 (*Juncus roemerianus*) 和杰腊德氏灯心草 (*Juncus gerardi*) 所取代，鼠尾看麦娘 (black grass) 名称的由来是因为它的颜色非常暗绿，在秋天变成几乎是黑色的。灯心草很少被一般的高潮所淹没，但它们却常常被春天和秋天的小潮所淹没。超出鼠尾看麦娘分布区之外并常常取代它们的是灌木状植物沼泽接骨木 (*Iva frutescens*) 和千里光 (*Baccharis halimifolia*)。这些灌木有侵入高位潮沼的趋势，在高位潮沼有一种稍微抬升的高地，但由于风暴潮的涌进并毁灭植物，所以灌木入侵微升高地常常是短暂的。在高地的边缘生长着宾州杨梅 (*Myrica pensylvanica*) 和花是粉红色的草芙蓉 (*Hibiscus palustris*)。在淡水至半咸水的地方，生长着芦苇 (*Phragmites communis*)、荸荠 (*Eleocharis spp.*)、三棱的美洲藨草 (*Scirpus americanus*) 和狭叶的香蒲 (*Typha latifolia*)。

迂回曲折的潮沟和池穴（即碟形洼地）是盐沼的两个显著的自然地理特征。潮沟是潮水流回大海的排水道，这些潮沟的形成是一个复杂的过程。在某些情况下，这些排水道是由于水流在地表上作小的、不规则的曲折流动所造成的。在河口湾潮沼，河流本身就是主要的排水道。排水道一旦形成，就由于冲刷而加深和由于有机质及泥沙的不断积累而加高。同时，潮沟的源头继续受到侵蚀，形成小的支流。在发生侧蚀和底切的地方，河岸可能坍塌，堵塞较小的排水道或者使它过于扩大。潮沟系统的分布和型式对于地表水的排出、对于水分在底土的排出和移动都起着重要的作用。

有许多圆形到椭圆形洼地遍布于潮沼。在高潮时，这些洼地被海水淹没；在低潮时，它们仍然蓄满海水。如果这些碟形洼地很浅，其中的水可能全部蒸发掉，留下不断浓缩的盐分在泥底上。

碟形洼地形成的方式有几种，有很多是在潮沼发育的时候就形成的。早期植物的拓植是无规律的，潮成平地上的裸露地段被植物所包围。当生长着植物的潮沼高程抬升时，裸露地段就失去它的出水口。如果这样的碟形洼地最后与一条潮沟相接，那么，它的正常排水就得到恢复，碟形洼地最后发展成有植物生长的地方。其他的碟形洼地，特别是在沙质潮沼上的洼地，是从潮沟衍生出来的。潮沼植物可能长遍潮沟的底部并将部分堵塞，或者侧向的侵蚀也可能堵塞水道。由于排水不再畅通，因而涨潮后海水积蓄下来，抑制了植物的生长。在一条潮沟的上部河段，常常可以形成一系列这样的碟形洼地。另一种类型的碟形洼地是腐斑碟形洼地，它是由于小斑块状分布的植物死亡而形成的。植物的死亡是由于某种原因，如排水不良或盐分浓缩所造成的。

碟形洼地生长着一群有特色的植物，它们随水的深度和盐分浓度的不同而变化。具有坚实池底和深度足以积蓄潮水的水池，生长着茂密的海滨蔓藻 (*Ruppia maritima*)，它有长的线形叶子和水鸟喜欢食的小而黑的三角形种子。水池常被非禾本科植物，如匙叶草属植物所环绕，使海岸增添了不少色彩。在有水分蒸发的浅洼地上覆盖着厚的水

藻结皮和结晶盐。这些“盐坪”的边缘可能被海蓬子、盐草、匙叶草或者甚至被短小平滑网茅所占据。

动 物

栖居于潮沼的是一群各种动物的聚合体，如果不考虑其多样性的话，它们的重要性确实是明显的。有一些是永久栖居动物，大多生活在沙里或泥里；另外一些是季节性的游客；而大部分则是临时性来客，在高潮或低潮时进入这里寻找食物。

在生长高网茅的地区有三种优势动物：罗纹贻贝(*Modiolus demissus*)、招潮(*Uca pugilator* 和 *Uca pugnax*) 和沼泽滨螺 (*Littorina spp.*)。沼泽滨螺和岩岸滨螺有亲缘关系，随着潮汐的周期性变化，它沿着网茅的茎爬上爬下。在低潮时，沼泽滨螺向下移到网茅较低的茎部，到泥地上吃藻类和有机碎屑。罗纹贻贝几乎被埋在泥里，在低潮时，贻贝壳是闭着的，在高潮时，贻贝张开，从水中过滤微粒，吃下其中一些微粒，以带粘液的泥条的方式排泄出另外一些微粒，称为假粪。在低潮时像一群小牲畜一样跑遍沼地的是招潮(蟹)，它的科学名称是根据它们的好斗行为命名的，它的俗名是根据雄招潮具单个高度发育的钳而定名的。在沼地动物中，招潮的适应性是最强的，除了在它的硬壳下面有鳃外，它们还有肺，使它们在潮水退出后能够呼吸空气。它们能够忍受没有氧气的高潮和寒冬。它们有盐分和水分的调节系统，使它们能够从被冲淡的海水迁移到很咸的水池。招潮是杂食性的，它吃动物残体、植物残体、藻类和小动物。沼潮居住在洞里，这种洞可根据新掘的、像玻璃弹子大小的土团堆成的土堆而辨认出来。招潮的掘洞活动和蚯蚓相似，因为它们翻动泥土，将养分带到表层。跳钩虾(sand hopper)明显地生活在网茅主茎基部的周围和有机碎屑的下面。这些以有机碎屑为食的端足类甲壳动物可能非常丰富，并且是一些沼泽地鸟类的重要食物。

菱纹背泥龟(*Malaclemys terrapin*) 和长嘴秧鸡(*Rallus longirostris*) 是栖居在潮间沼泽的两种引人注目的脊椎动物。在沼泽软泥里越冬的菱纹背泥龟是食肉的，以招潮、小软体动物、海蠕虫和死鱼为食物。钟舌秧鸡大量地以招潮和沙跳虫为食物。钟舌秧鸡在低潮时沿着沼岸寻食并在高草丛中钻进钻出。它们在网茅丛中恰好是高潮位之上的地方造窝。比较不引人注目的是海滨沙鸥(*Ammospiza maritima*)，它和长嘴秧鸡一样，恰好在正常的夏天高潮位之上的地方造窝，它以跳钩虾和其他小无脊椎动物为食物。海滨麻雀在孤立的沼泽接骨木灌丛中用唱出短促的、嘁嘁喳喳的歌声来炫耀自己的领地。

在高沼地，动物的变换几乎和植物一样突然。具有类似肺器官的沼泽腹足类软体动物医巫螺(*Melampus*)取代了低沼地的沼泽滨螺，医巫螺是一种小的、具有咖啡豆颜色的腹足类动物，在低潮时居留在湿度很高的低草丛下面，它们的数量可能有成千上万。在高潮到来之前，它们向上爬到伸展网茅的小茎上。如果你掀开互相缠结的伸展网茅，一定会发现不仅仅有医巫螺，而且有田鼠(*Microtus*)走出来的像迷宫一样的通道。田鼠大量地以草类为食物。

在高潮沼，取代长嘴秧鸡和海滨沙鸥的是半蹼白翅鹬(*Catoptrophorus semipalmatus*)和尖尾沙鸥(*Ammospiza caudacuta*)。半蹼白翅鹬很容易辨认出来，它是一种难

以归类的、在地面上涉水的鸟，飞翔时展示出醒目的黑白分明的翅膀，同时用高吭、喧闹的叫声来显示自己的存在。海滨尖尾雀在紊乱缠结的网茅丛中造窝，并且在较高的灌木丛中唱出微弱的、有点像红翅黑鹂那样的歌声。海滨尖尾雀的食物大部分是昆虫。

沿着潮沼的灌木丛生的边缘，茂密的沼泽接骨木和千里光不仅提供了鸟筑巢的覆盖物，而且也为苍鹭提供了群栖的场所。距离很远的这些灌木林维持着较小的苍鹭和白鹭的窝，而高的死松林和人工林结构则维持着吃鱼的鱼鹰窝。

低潮时有大量的捕食性动物到潮沼上来觅食。有苍鹭、白鹭、鸥、燕鸥、半蹼白翅鸕、鷀和浣熊等，它们在露出水面的潮沼平地和潮沟的泥滩上到处觅食。在高潮期间，由于潮水涌进潮沼，食物网发生变化。底鳉 (*Fundulus heteroclitus*)、银汉鱼 (*Menidia menidia*) 和四刺的刺鱼 (*Apeltes quadracus*) 在低潮时被限制在水道的水中，在高潮时则像青蟹 (*Callinectes sapidus*) 那样遍布潮沼。在高潮时，罗纹贻贝为了获取有机碎屑物质，也开始过滤海水。

盐沼伊蚊 (*Aedes sollicitans*) 和极为讨厌的叮人的绿头蝇 (*Tabanus spp.*) 是两种最有名的盐沼栖居动物。这两种动物是盐沼的真正栖居者。绿头蝇的幼虫生活在含盐的软泥里，从产在泥地上面大约 1 英尺的平滑网茅的茎上的卵孵化出来。绿头蝇的幼虫在孵出来后立刻向下迁移到软泥里，在那里它们度过 1—2 年，寻找各种可供捕食的动物，包括它们自己同类的幼虫。成年的雌性绿头蝇从它所能叮咬的任何脊椎动物的血中吸取它们的食物。没有上鄂的雄性绿头蝇以植物的分泌液为食物。雌雄绿头蝇都只活几个星期，这段时间已足够它们交配和产卵。盐沼蚊子在夏天和秋天数量最多。雌蚊将卵产在潮湿的泥地上，它在那里立刻开始发育。在夏天的温度条件下，只需要有水的刺激，在两天内幼虫很快就可孵化。当特大高潮来到或者雨水将卵淹没时，它们立刻孵化。幼虫生活在小水池中，发育成蚊子成虫。雌蚊像雌绿头蝇一样，飞遍潮沼寻找可供叮咬的动物，几乎没有什么脊椎动物被放过。

功 能

有两项关于盐沼生态系统的研究，一项是在佐治亚州由 Teal (1962) 完成的，另一项是在新英格兰由 Nixon 和 Oviatt (1973) 完成的，这两项研究对盐沼的功能提供了形成对照的两种见解。

Teal 只讨论了盐沼，盐沼的 42% 是短小平滑网茅，58% 是高平滑网茅。高平滑网茅平均每年的净第一性生产量是 8470 千卡 / (米² · 年)，短小平滑网茅是 2570 千卡 / (米² · 年)，而全盐沼的平均纯生产量为 6580 千卡 / (米² · 年)，相当于毛生产量的 19%。除平滑网茅外，藻类提供的纯生产量为 1620 千卡 / (米² · 年)。

以网茅为食物的有两类生物：食植动物和光蝉科虫类 (*Prokelisis*)，前者以盐沼长角螽斯 (*Orchelimum*) 为代表，它吃植物的组织；后者吮吸植物的汁液，两者所占植物现存量的比例都不大。蚱蜢吃掉大约 3% 的净生产量，同化 1% 的净生产量。每年通过蚱蜢的能量总量为 28 千卡，其中 10.8 千卡是生产量。通过光蝉科虫类的能量为 275 千卡 / (米² · 年)，其中 70 千卡是生产量。因此，大部分的网茅生产量进入有机碎屑食物链。

在网茅成为大多数食碎屑动物的可利用食物之前，必须通过微生物的作用加以分

解。一部分网茅，特别是短小网茅，就在潮沼里分解。大部分高网茅的碎屑则被潮水卷出大海。细菌的呼吸作用估计为3890千卡/(米²·年)，即占可利用网茅的59%。

招潮以分解的碎屑物质和这些物质所供养的细菌为食物。在招潮种群密度很高的地方，它们能够在每次连续的潮汐间隙期间清扫潮沼的地面。它们的同化作用估计为206千卡/(米²·年)。贻贝的同化作用为56千卡/(米²·年)。以食植动物为食物的是次级消费者，它们中的大部分还不了解。泥蟹(*Eurytium*)同化27.2千卡*/(米²·年)，其中5.3千卡是生产量。

和其他生态系统的生物一样，盐沼的生物不仅起沟通能量流动的作用，而且也起循环养分的作用。许多生物在养分循环方面可以起重要的作用。罗纹贻贝是食碎屑动物之一，在盐沼生态系统磷的周转过程中，它起着主要的作用(Kuenzler, 1961)。贻贝的食物是小生物和悬浮在潮水中的富含磷素的微粒，为了获取这些食物，贻贝必须过滤大量的海水。它们吸收其中的某些微粒，但大部分微粒被排出来，并作为沉积物沉积在潮间泥地上。这些富含磷素的微粒被保留在盐沼中，而不是被卷到海洋。贻贝每天可将水中悬浮物质中的磷素的三分之一清除掉，或者说得更精确一些，按平均数计算，贻贝每2.6天就可除掉水中微粒含磷量。沉积在泥地上的微粒被食底泥生物所利用，它们将磷素释放出来还给这个生态系统。因此，虽然罗纹贻贝对于人类的经济意义不大，也是盐沼中比较不重要的消费者，但它们在盐沼中磷素的循环和保持方面起着重要的作用。一种动物的价值常常不能只根据它的经济价值来衡量，也不能由于在能量流动中贡献很小而加以忽视。

Nixon和Oviatt则把注意力集中在整个系统上，即潮沼(16800米²)和它的比塞爾小海湾(6680米²)。高网茅约占潮沼的7%，短小网茅占78%，高潮沼占15%。新英格兰潮沼的生产能力比佐治亚州潮沼小得多。高网茅的生产量为840千卡/(米²·年)，短小网茅为432克干物质/米²。高网茅的生产效率为0.51%，大约等于佐治亚州潮沼上高网茅生产效率的一半。

新英格兰潮沼上的植物在晚秋就停止生长(佐治亚州的潮沼在冬天仍有一些生产量)，枯死的禾草继续留在原处，直至它在晚冬被冰所破坏。所以，在新英格兰潮沼，冰完成了在佐治亚州潮沼在某种程度上由招潮所完成的工作。在新英格兰盐沼，招潮很少，罗纹贻贝和沼泽蜗牛等其他潮沼栖居动物也很少，也没有大量的蚱蜢。因此，潮沼的全部生产量都进入有机碎屑食物链。

比塞爾小湾生长着稠密而呈斑状分布的海滨蔓藻和石莼属(*Ulva*)群落，它们经历了迅速生长、死亡、腐烂和运走等几个时期。海滨蔓藻的最大生物量是高网茅的两倍。在小海湾，主要的消费者是鱼，大约有20种，包括花鳉(*Fundulus*)、银汉鱼、鳕(*Pamatomus saltatrix*)、冬鲽、刺鱼和小长臂虾(*Palaemonetes pugio*)等。这些鱼大部分是捕食性的，小长臂虾是以有机碎屑为食物的食植动物。以鱼类为食的是燕鸥、鸥、黑鸭和野鸭。鸭大量地以海滨蔓藻和石莼为食。主要的鱼类捕食者是海鸥，它消费鲱鱼现存量的0.5%以上。

新英格兰盐沼的特征是它在光、温度和盐度方面有明显的季节性变化，所有这些都

•原文为克，当为千卡之误。——译者注

导致较低的生产量。盐沼的大部分生产量转移到海湾，并以有机碎屑的形式作为一种能源贮存在有机沉积贮藏库中。虽然海湾在一个短时期内可以有相当大的初级生产量，但潮沼-海湾是一个依靠潮沼禾草类和藻类所生产的有机物质的输入量的半异养系统。海湾每年的能量收支表明消耗量超过生产量。

如同罗纹贻贝在佐治亚州盐沼起重要作用一样，草虾在比塞尔小湾的盐沼海湾系统中也起着重要的作用。草虾以从盐沼冲来的碎屑物质为食料。它从死亡的茎、叶的表面将它们拖走，然后将其破碎成更小的、长着细菌和硅藻的碎片。低效率的同化作用又将碎屑物质转化为小粪粒，同时释放出大量的氨和磷酸盐进入水中。草虾还通过以碎屑为食物和使之成为细小沉积物的方法防止被海滨蔓藻和石莼的碎屑所淤塞。由于草虾对于碎屑物质的作用，使养分和生物量成为其他营养阶层可以利用的形态。虽然小长臂虾本身被花鳉所吞食，但小长臂虾生活在低氧环境的能力可使它减少被捕食和受到的竞争，并且使它的数量能够达到作为主要的碎屑吞食者所必需的高水平。

盐沼和与其有关联的河口湾一起，构成所有生态系统（包括集约农业）中最富饶的生态系统之一。形成这种高生产能力的原因有几种：潮汐卷走废物，不断地带来养分；淡水和海水的汇合点能将养分保持和集聚在盐沼中，使自然肥力增加；在盐沼软泥中的固氮蓝藻增加了有效氮的供应；几乎没有养分能长时间地被束缚在生物量中；来自潮沼植物的碎屑物质很快被破坏和分解，藻类和细菌的种群更新得很快。潮沼的这种生产量不断地供给近岸水域和河口湾，使它们成为世界上最富饶的水域。

红树林沼泽

在热带地区，红树林沼泽取代了潮沼。在北美洲，沿着佛罗里达州的西南海岸和南部海岸，它们发育得最好（见图15-7）。和盐沼一样，这里的植物也受盐度和潮汐的影响。先锋植物红色红树林拓植在被水淹没的、有掩护使之免受激浪拍打的软底浅滩上。红树林有奇特的分枝支柱根系统，这种根从树干和较低的树枝上生出，像支柱一样向下延伸。种子在树上发芽，形成30厘米长的棒状胚轴。它们借助于两片子叶悬挂在母树上，直至它们掉进下面的水中或者淤泥中。如果淤泥足够深厚，籽苗就能够长根。如果淤泥不够深厚，籽苗就浮在表面上，暂时水平地漂浮，常常随风和潮水漂流到远离它的出生地点。最后，有根的一端被水淹没，籽苗以垂直的姿态漂流，直至它的根端在浅水中接触水底。如果水底的泥土是软的，根系就迅速形成，幼小的红树于是定植



图15-7 在热带地区，红树林沼泽取代了潮沼

下来，新的红树就在水上发育长大。在植物生长的时候，从大树枝中萌发出新的支柱根，向下生长到水中。互相缠结的根系能阻塞潮汐的水流，使水流所挟带的有机碎屑在红树林中沉积下来。这种沉积物和落叶及鸟粪一起，使土壤逐渐地堆积至高潮位（Davis, 1940）。

在高潮位的上限，海榄雌或者蜜红树取代了红色红树，它们在沙质或者较少有机质的土壤生长得最好，只能忍受较短期的淹水。它有从浅的水平根系中穿过基质向上生长的铅笔状出水通气根。它的花产生出可被蜜蜂利用的丰富的花蜜，叶子将过剩的盐分分泌在叶面上，然后被雨水冲洗掉。在海榄雌后面和在潮线边缘的坚实地面上可能是白红树林区。白红树也有出水通气根，但其数量较少，通气根较细。在正常的高潮位之上，生长着一种白红树的亲缘植物——簾悬红树，它有粗松的树皮和扭曲的、常常是匍匐性的树干。

和红树林生长在一起的有若干种藤本植物和灌木。长春藤（*Cissus*）顺着红树的根颈缠绕上升并且不断延伸，绳索般的气生根向下垂落到地面。具有展开的肉质叶子的灌木猪毛菜生长在潮湿的含盐土壤上。

鸟类是红树林中最富于色彩和最明显的栖居动物。在红树基部周围的水中和在浅的红树水池中，生活着各种各样的小鱼。招潮在杂乱无章的软泥和根系中到处乱爬，小牡蛎（coon oyster）则附着在根系上。

人类对河口湾系统的影响

由于河口湾系统是半封闭的，能提供天然港口，作为通向内陆的贸易门户，所以河口湾长期以来是城市和工业发展和发达的地方。因为它们承受来自广阔内陆地区的排水，所以河口湾接受全部人类的污染，从化学制品、农药和污水到来自采矿、农业和伐木业的泥沙。河口湾的贸易和娱乐价值推动了修建护岸、疏浚海港和填海等工程，以建立岸边的工业、游乐和居住的基地。热电厂将热水排进水中，提高了水温。所有这些活动改变了河口湾的性质和水分循环。因此，它们毁坏了河口湾的生物环境，牡蛎床消失了，鱼类不再能够利用河口湾作为产卵场和苗场。

被人们看作是荒芜之地的潮沼，为了修建房屋和发展工业，已被开沟、排水和填平，或者被用作垃圾堆放场。其他一些潮沼为了消灭蚊虫也已开沟排水。任何的开沟工程都会破坏正常的排水方式并且可能产生原来人们立意要消除的那些环境条件（Miller and Egler, 1950）。沿东北海岸的城市和郊区的潮沼损失最大。纽约在15年间（1954—1969）损失了30%的湿地。康涅狄格损失了22%，马里兰损失了10%。河口湾和潮沼的不断被破坏只会加速湿地野生生物、若干在商业上有重要价值的鱼类以及其他近海生物和河口湾生物的绝迹。

摘要

河口湾是淡水汇入海洋的地方，河口湾和与其有关联的潮沼和沼泽是一个生态系统单元，在这个单元中，生物的性质和分布取决于盐度。在河口湾，从河口湾口上溯到河流，盐度逐渐下降。盐

度的减少可由河口湾动物区系的减少反映出来，因为这里的动物区系主要是由海洋生物组成的。河口湾是海洋生物的苗场，因为它们的竞争生物不能忍受这里较低的盐度，因而能保护它们的幼体免被捕食，能够在这里生长发育。潮沼能增加河口湾的生产量。植物由耐盐的禾草类组成，并且被每天的潮汐所淹没，大部分初级生产量不是被食植动物所食用。有机物质被潮汐运到河口湾，被细菌和食碎屑动物所利用。如果在河口湾淡水和海水之间发生垂直的混合，那么养分在生物和水底沉积物之间上下循环。潮沼作为河口湾养分来源的重要性和河口湾作为海洋生物如蝶和牡蛎苗床的重要作用是必须对它们加以保护的充分理由。此外，河口湾的污染和潮沼的填平对浅海区的生产力可能是一种十分有害的影响。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

第十六章 海 岸

在陆地边缘和海洋边缘相交的地方，我们可以看到一个令人产生浓厚兴趣的和复杂的海岸世界。不管是岩石的、沙质的和泥质的海岸，还是有保护的或者暴露于涌浪冲击之下的海岸，都有一个共同的特点：它们交替地露出水面和被潮汐所淹没。简言之，海岸区的一边是以极端高潮的潮位为界，另一边是以极端低潮的潮位为界。在这些界限内，随着落潮和涨潮，情况每时每刻都在变化。在涨潮时，海岸是一片水的世界；在落潮时，它属于陆地环境，有它自己特殊的温度、湿度和太阳辐射。尽管如此，海岸的栖居动物基本上是海洋动物，它们能够经得起在不同时期里和在一定程度上暴露在空气中。

岩 岸

在落潮时，由于海水退出，闪着光的和湿淋淋的岩石开始露出水面。被潮水所淹没的生物也一层一层地暴露在空气中。最上层的生物暴露在空气中，即暴露在大幅度变化的温度、强烈的太阳辐射和相当长时间的干燥之中，而在潮间海岸的最低边缘只能是短暂地暴露，然后涨潮重新将其淹没。这些不同的环境条件终于形成一种岩岸的最显著特征——生物的成带现象（见图16-1）。虽然由于位置、基质的性质、海浪的作用、光的强度、海岸剖面、暴露于盛行风的程度和气候的差异等不同，各处的成带现象可能明显不同，但相同的一般特征始终是存在的。所有的岩岸有三条基本的区带，居住在这三条区带的主要生物有显著的不同（见图16-2）。



图16-1 丰造海湾的岩岸在低潮时暴露出宽阔的生物带。注意在较低的地方墨角藻大量生长和在其上面的白色藤壶带

地植物向至少是部分地依赖潮水的海洋生物逐渐过渡，从陆地边缘到岩岸这一段地区是可以区分出来的。不同于陆地的第一个重要变化表现在上沿岸区边缘（见图16-3），这

里只有在每两周一次的朔望大潮时海水才能到达，它可根据黑色带辨认出来，这条黑色带是一种瓶口衣属(*Verrucaria*)的地衣和蓝藻类〔如眉藻(*Calothrix*)和石囊藻(*Entophysalis*)〕的斑状或者带状结壳。蓝藻能够在其他植物很少能够生存下去的困难条件下存活下去，这些被包裹在粘乎乎的胶质鞘里面的蓝藻类以及与它们生长在一起的地衣代表一种本质上是非海洋性的植物群落。在这种群落上基本上是海洋动物的滨螺在觅食(Doty, 引自Hedgpeth, 1957)。粗糙滨螺在黑色带很普遍，它以覆盖在岩石上的潮湿的藻类为食。在欧洲的海岸，居住着一种具有类似适应性的生物——岩滨螺，在所有海岸动物中，它忍受干燥的能力最强。

在黑色带的下面是每天都被潮汐淹没后又暴露出来的潮汐区，它以有藤壶为其普遍特征，尽管它们经常隐藏在稠密的墨角藻或者大型海藻(一种褐藻，属褐藻科)下面，而在北美洲和欧洲海岸的更北面，以普遍生长红藻类(*Rhodophyceae*)为其特征。潮汐区可划分为亚带。在上部区域藤壶最多。和普通滨螺一样，牡蛎、蓝贻贝和笠贝类出现在潮汐区的中部和下部。普通滨螺在岩岸上是很普遍的。

在潮汐区的所有动物中，普通滨螺的适应性最强，它的分布范围可从小潮的高水位到大潮的低水位。它能够生活在裸岩上，在藤壶和墨角藻中间，也可以生活在软泥上，它不管在暴露于大海的海岸上，还是在有掩护的海湾上，都一样地舒适自在。

藤壶(见图16-3和16-4)是潮汐区最特别的生物。在低潮时，它们的灰岩般的白色形成一条横越岩岸的清晰的条带。它们有两种：栖居在潮汐区上部的小藤壶(*Chthamalus*)和栖居在较低的下行海岸的藤壶(*Balanus*)。

藤壶是定居甲壳动物，粘附在岩石上，靠潮水带给它们食料。它们是锥形的，有六片密接的板壳在它们的侧面，顶端有口，四片板壳覆盖在口上。在低潮时，口上的板壳关闭，保护藤壶免受干燥为害。当最早的潮水淹没它们时，顶端的口就张开，伸出六对分枝的、细长的和棍状的附肢来攫取水中的硅藻和其他小型动物。

在藤壶中间可发现笠贝，它是一种爬岩的软体动物，能够自由地到处爬行。和藤壶一样，笠贝也是锥形的，不过它们大得多，和它们的伙伴一样，它们在定居于海岸之前，过着一种浮游的生活方式。当潮水涌进来时，它们从“根据地”移到覆盖在岩石上的藻类上寻食嫩叶。它们用刮擦器官——齿板有效地取食；事实上，它们能够噬下岩石碎粒，在岩石上留下条痕。在它们寻食藻类的区域(离它们的“家”大约延伸3英尺)，几乎没有藻类存在。如果将笠贝清除掉，岩石的表面不久就生长浒苔(*Enteromorpha*)。

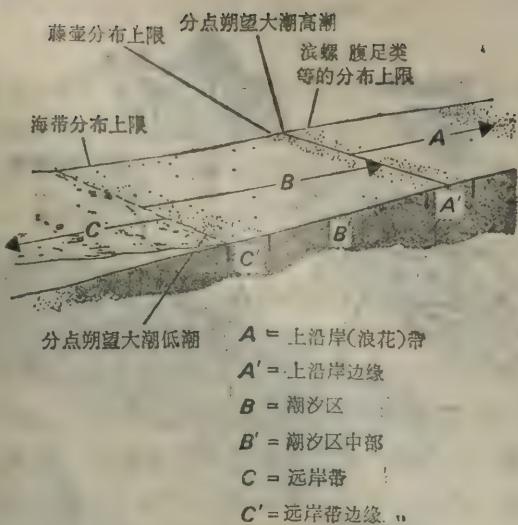


图16-2 岩岸基本地带图。当研究岩岸成带现象的制图时可用此图作为指南(根据Stephenson, 1949加以修改)



图16-3 北大西洋沿岸一个岩岸上的成带现象，请与图16-2作比较。（I）陆地：地衣，草本植物，禾草等；（II）裸岩；（III）黑藻带和岩滨螺；（IV）藤壶带：藤壶，荔枝螺，普通滨螺，贻贝；（V）墨角藻带：墨角藻和平滑滨螺；（VI）角叉菜带：角叉菜；（VII）海带带：海带（本图的成带现象是根据Stephenson和Stephenson 1954年的资料和作者的照片及观察绘制而成的，全部草图是根据生物或者标本绘成的）。



图16-4 北大西洋中部海岸线的一个岩岸成带现象。（I）生长一些黑藻和沼泽滨螺的裸岩；（II）藤壶带；牡蛎带：牡蛎，浒苔，海白菜和紫菜；（III）泥质带：贻贝床；（V）近岸区边缘：海星等。请注意没有海带（成带现象根据Stephenson和Stephenson 1952年的资料绘制，草图根据生物或生物标本绘制）。

紫菜 (*Porphyra*) 和墨角藻。当笠贝吃饱了海藻后，就设法回到它的“家”，在退潮时，它就粘附在那里。

荔枝螺是一种大约和普通滨螺一样大小的、非常富有色彩的捕食性腹足类软体动物，它在海岸的潮间区爬行，捕食贻贝和藤壶，在一定程度上还捕食吃海藻的腹足类软体动物。食物的种类在很大程度上影响荔枝螺的颜色，那些主要以贻贝为食物的荔枝螺的贝壳是褐色、黑色和红紫—粉红色的，而那些吃藤壶的荔枝螺的贝壳则是白色的。

在较冷气候带潮汐区的下半部和在到处栖居着藤壶的地方，生长着一种古老的植物群——褐藻，更普通的名称是墨角藻 (*Fucus*)。在有掩护的海岸，墨角藻生长得最好，在那里它们可生长到 7 英尺长；在受海浪冲击的海岸上，它们的生长要短得多。在潮间地生长范围最广的墨角藻是水道墨角藻 (*channeled rockweed*)，它们生长在欧洲海岸，但在美洲海岸没有发现，而是生长着另一种墨角藻——螺旋墨角藻 (*spiral rockweed*)，这是一种生长低矮的橙-褐色海藻，它那短而大的藻体基部是膨大的、稍圆的疙瘩。在东北海岸，如果有螺旋墨角藻存在的话，也只形成一条很狭小的条带，因为它们被更丰茂的泡叶藻所取代，而在有掩护的水域，则被结节墨角藻 (*knotted rockweed*) 所取代。泡叶藻最能经受大的激浪，因为它比较短，有坚强的中脉，具有大的抗张强度。泡叶藻和结节墨角藻都有充满气体的气胞，能帮助它们在高潮时漂浮起来。墨角藻没有根（它们从周围的海水中摄取养分），但它们能用圆盘固着器固着在岩石上。

在低潮时，墨角藻覆盖在岩石上。笠贝和平滑滨螺在藻体上吃嫩叶，在藻类的下面则有海星和幼小的绿蟹。在沉积物里居住着深红色的纽虫、微小的毛足虫和捕食性的沙蚕。微小的桡足类甲壳动物和蜱螨很多。在墨角藻叶子上附着有壳的动物，如像花一样的粉红色棒螅 (*Clava*)。属于多毛类环节动物的石灰虫 (*Spirorbis*) 的盘管也附着在墨角藻叶子上。

潮汐区的较低部位多半被取代了墨角藻的蓝贻贝所占据，在坚硬地面的部分地被沙和泥所覆盖的海岸上尤其是这样。没有其他海岸动物生长得这么繁茂；大量密集在一起的蓝黑色的贝壳可能完全覆盖着这个区域。虽然贻贝和其他双壳类软体动物一样，有一只扁平的足，但这只足不适用于抓牢，因此，这种软体动物用足丝将自己附着在基质上，足丝的罗纹是这样形成的：最初由足上的腺形成一种浓的分泌物，这种分泌物从延伸到贻贝足的后部的细槽流出，在附着物的表面扩展成圆盘，然后凝固成坚韧的罗纹。如果罗纹被破坏，贻贝就形成一个新的，将自己重新附着在基质上。贻贝用这种方法能够走来走去，并能爬到泥地的隆起部位上。

在潮汐区的较低部位附近，贻贝可能和一种红藻类，即杉藻 (*Gigartina*) 生长在一起，这是一种低矮的绒毡状植物。红藻和贻贝在一起常常形成一层覆盖在岩石上的紧密的垫层。这里还生长着另外一种海草——角叉菜，它长得像绒毡，大约 6 英寸厚。它的颜色变化不定，从紫色到黄色和绿色。它的藻体是分枝的和坚韧的（图 16-3），当被水淹没时，它有一种红色的光泽。它由于生长稠密，能很好地保护海星、海胆、海尾蛇和海生苔藓虫群体，即膜孔苔虫的幼体免受海浪为害。海生苔藓虫群体是几乎要用显微镜才能看得见的、有触手的和群体的动物，它们有薄膜，在薄膜内每一个腔室是看得见的，群体的外观是带状的。

潮汐区的最低部分是浅海地带的边缘，它只有在大潮时才暴露出来；如果波浪的作

用很强，则甚至在大潮时也不能暴露出来。这个区域暴露的时间比较短，这里的生物由密得像森林一样的大型褐藻——一种海带 (*Laminaria*) 所组成（见图16-3），在这种固着的大型海藻中间，有很多较小的植物和动物，有很多笠贝、偏顶蛤和其他双壳类软体动物，它们和结壳生物、桡足类、等足类、端足类、海鞘、蟹、环节毛足虫以及海星等栖居在一起。海星在低潮结束时躲在海藻和岩石的下面或者躲在水池中。在高潮时，它们移到贻贝床上，以双壳类软体动物为食物。海星移向贻贝，弯起身子，用它的管足牢牢抓住壳瓣。由于不断地在壳瓣上拉扯，海星逐渐地将它的小胃插进贻贝体内，最后将贝壳打开。然后，海星从贻贝外面用它伸出的胃消化双壳类动物。一种与海星有亲缘关系的棘皮动物——球形的、混身是刺的海胆，也普遍存在于浅海地带的边缘。

越过浅海地带边缘，就是浅海地带，即开阔海洋。这个区域主要是浅海的、底栖的和种类繁多的动物区系，它们取决于基质的性质、有无突出的岩石、湍流、氧的张力、光线和温度的梯度等。对这个近海带用裸潜的方法进行调查是非常有意义的，它作为斯库巴潜水（轻潜呼吸器）带对于海洋生物学家们是相当有名的。

成带现象的变化

上述的成带现象基本上是科德角北面的北大西洋海岸的情况。这种海岸的情况部分地在英国诸岛的岩岸上重现出来，因为它们85%的植物和65%的动物是共有的（Stephenson and Stephenson, 1949）。尽管它们保持着相同的一般模式，但在其他的岩岸（无论在什么地方）上，成带现象的细节是不同的。在北美洲的东海岸，这种细节的不同是由受纬度影响的温度和海中的大河——墨西哥湾流所引起的。

南大西洋海岸

从佛罗里达海峡到哈特拉斯角，墨西哥湾流沿大陆架的边缘流动。在佛罗里达的东海岸，大陆架是狭窄的，在水流靠近海岸流动的地方，特别是在最南部的佛罗里达和基斯，热带的动物区系很繁茂。在卡纳维拉尔角北部，湾流偏离海岸，但在卡罗来纳州的哈特拉斯角，大陆架又变窄，湾流又比较靠近海岸。这个区域的特征是有一个不明显的温度栅栏，它的影响在冬天比在夏天明显。在夏天期间，温暖水域动物区系的分布北面到达科德角。有一个巨大的沙嘴突出伸入海中，科德角使湾流向东偏转离开北美洲，并在它的北部海岸使冷的拉布拉多海流成为凹形（这种情况是任何一个曾经在夏天潜入沿海岬两岸流动的水体的人都能认识到的）。由于在海域中生物的分布受温度的强烈影响，科德角是许多温和的温带水域生物种的最北分布范围和北极地区生物种的最南分布范围。近年来，甚至这种生物种的分布现象也已发生变化，因为在北极水域，有一种普遍变暖的趋向，因而南部的生物种如绿蟹和虾蛄的分布范围向北延伸。在科德角从沙质到岩质的海岸基质，同样有值得注意的根本变化。因此，从科德角向北，潮间区的特征是：海藻大量生长，有非常多的滨螺以及数以百万计的藻丛和贻贝。

海角的南部，岩岸是很罕见的，但在有岩石基质的地方，如在导流堤和防波堤，就会出现岩岸动物区系，尽管生物群落的组成和北部海岸稍微有点不同。在从肯尼迪角到哈特拉斯角的温暖水域中，在一条北—南梯度线上，有一些生物种出现，另一些生

物种消失 (Stephenson和Stephenson, 1952)。包括热带类型在内的海岸种群的分布，北面远至北卡罗来纳州；冷水型生物种延伸到哈特拉斯角稍微南面一些的地方。和这两类生物混居在一起的是比较世界性的生物种，从科德角到卡纳维拉尔角，世界性生物种在大西洋海岸的分布范围有长有短。在这段范围广阔的海岸线内，夏天由于南方自然因素的加强，冬天又由于北方自然因素的加强，因此存在着季节性的变化。但是，尽管有物理的和生物学的变化，潮间区仍然呈现出相同的共同特征。上沿岸带的边缘有成薄壳状的藻类和地衣的典型黑色带，包括例如焦色石囊藻 (*Entophysalis deusta*) 和褐形眉藻 (*Calothrix pulvenata*)，但滨螺非常少，这与北部的岩岸形成鲜明的对照（见图16-4）。栖居动物包括灵活的等足类甲壳动物或海石斑鱼、沙蟹和招潮。潮汐区中有明显的藤壶带，其上部由小藤壶占据，在较接近海的下部则被较大的大藤壶所占据。再往下是一条牡蛎、贻贝和一种红色海藻（带状的紫红色紫菜）的分布带，它和藤壶带重叠（见图16-4）。这里也生长着绿色的海藻石莼 (*Ulva*)、浒苔 (*Enteromorpha*) 和褐色气囊墨角藻。超越这条分布带之外，就是一条淤泥带，栖居着贻贝、混杂的藻类、橙色的海绵、笠贝、捕食性的荔枝螺、海葵和海胆等。

在佛罗里达的基斯，岩质的、熔渣状的珊瑚海岸是一个热带的世界，甚至在这里，主要的潮间区仍然可以辨别出来 (Stephenson, 1950, 1971)。潮上沿岸带的边缘发育得特别好，可再细分为白色的、灰色的和黑色的亚带。白色亚带是陆地和海洋会合的地方，居住着海岸生物种，如紫色钳的寄居蟹、灵活的蟹和海石斑鱼等。灰色亚带是岩石，仅在部分时间里被海水弄湿的地方，它通常只是在朔望大潮满潮时才被海水弄湿。这是肉眼可以看见的藻类，主要是苔藓状的卷枝藻 (*Bostrychia*) 的主要分布带。滨螺 (*Littorina ziczac*)、起泡滨螺 (*Tectarius*) 和其他小的、色彩鲜明的腹足类在藻膜上吞食藻类。黑色亚带是在朔望大潮满潮时完全被海水淹没的地区，它覆盖着结壳生长的、被滨螺所食用的蓝藻类石囊藻 (*Entophysalis*) 和短毛藻 (*Brachytrichia*)。在黑色亚带的下面是潮汐区，它在颜色上的特征是微黄色。只有在潮汐区的上部才有藤壶栖居，藤壶数量的变化从完全没有到密集的群体。它们包括居住在藤壶带较低部位的小藤壶属的星芒小藤壶 (*Chthamalus stellatus*) 和藤壶属的鳞笠藤壶 (*Tetraclita squamosa*)。和藤壶栖居在一起的是浅海的腹足类软体动物、起棱的贻贝、石鳖和始终存在的捕食性荔枝螺。作为北部海岸潮汐区明显特征的大型海藻没有在这里生长；这里的海藻是短小的、像苔藓似的、像草皮似的或者是结壳的。潮汐区的较低部位生长着两种优势群体生物，即小的泡沫状绿藻——法囊藻层和大量固定的管栖腹足类软体动物 *Spirographus*。在黄色带的下面是较低的礁石，它最明显的特征是广泛生长着黄色的毡状的凹顶藻 (*Laurencia*)。越出黄色带之外就是礁坪，这是一个珊瑚的世界，海洋性的植物和动物很丰富，不过，这已不是潮间区的一部分了。

太平洋型海岸

北美洲大西洋型海岸的潮间区分为热带的、暖温带的和寒温带区域，在太平洋型海岸的潮间区，由于海流和水团的复杂状况，这些区域并不明显。因此，从阿拉斯加到加利福尼亚的外海岸，潮间区的植物区系和动物区系具有许多共同的特征。有典型的成带现象（这使人联想到寒温带的大西洋型海岸）。有一条栖居着滨螺属的小盾滨螺 (*Lit-*

torina scutulata) 的黑色潮上带边缘。潮间区居住着藤壶，小藤壶在上部，藤壶在下部。潮间区下部供养着贻贝和大型海藻。大型海藻的生长常常是繁茂的，但明显的东海岸生物种——有气囊的、锯齿形的和螺旋形的墨角藻在这里消失了。太平洋型海岸的墨角藻没有气囊和锯齿形，全部是雌雄同体的。它们的大小、一般的外观、花托的形状和生境等变化很大，但是，在分类学上它们的代表，二列墨角藻 (*Fucus distichus*) 在沿大西洋型海岸也有发现 (Stephenson, 1961)。潮下区有两个亚带：裸岩带和在它下面的苔藓状、髯毛状海藻以及五光十色的大海星分布带。

太平洋型海岸潮间带的最明显特征也许是朝北海岸和朝南海岸之间的显著不同 (Stephenson, 1961)。朝北海岸的潮上带边缘比朝南海岸的要窄一些，在海岸上的位置则要高得多，藤壶分布带也相应地有较高的位置，朝北海岸的藤壶分布带的位置要低得多。在朝南海岸上的藤壶带包括两个属。即在上部的小藤壶属分布带和在下部的大藤壶属分布带。朝北海岸上则完全没有大藤壶属分布带。大型海藻的主要分布带比朝南海岸高出 4 英尺，它的潮下带动物区系组成和朝南海岸的有一些不同。朝北海岸特别明显的特征是有龙介虫 (*Serpula vermicularis*)、弱萌齿的大型海藻和丰富的棘皮动物群和海葵群，因此在外观上取代了朝南海岸的短小、毡状海藻分布带。

潮 汐 水 池

当潮水退出时，在岩石裂隙、岩石盆地和洼地中留下满池子海水，点缀着岩岸（见图16-5），这些就是潮汐水池。根据Yonge (1949) 对它们的描写，这是“海中的小天地”。它们表现出大大不同于暴露的岩石和开阔海洋的特殊生境，甚至在它们本身之间也是不同的。在低潮时，所有水池的温度和盐度发生很大的和突然的变化，这些变化在浅的水池最为明显。在夏天太阳的照射下，温度可能上升到许多生物所能忍受的最大限度以上。由于水分蒸发，特别是在较小和较浅的水池，盐度增加，四周边缘可能出现盐结晶。当降雨或者陆地的排水将淡水带给水池时，盐度可能下降。在深的水池，这种淡水会在池水的顶部形成一个水层，发展成明显的盐度成层现象，底层水和它的栖居动物没有受到多少影响。显然，接近低潮线的水池受潮汐涨落的影响最小；那些接近和高于高潮线的水池暴露的时间最长，并且经受着最大的变化。有些水池可能只有通过碎波的飞溅或者偶尔特大朔望大潮才能重新补充海水。不管它们是在海岸的什么位置，大多数的水池在涨潮时突然地都恢复到海洋的环境，经受温度、盐度和 pH 的激烈和瞬时的变化。潮汐水池中的生物必须能够忍受很大的和迅速的环境变化。

潮汐水池是一个引人入迷的地方。各个水池中的生物常常不一样。在海岸高处，蒸发很快的小水池可能和“天空”没有什么区别，或者可能只有少数桡足类甲壳动物 *Tigriopus*，它能够在经受高温和高含盐量之后还活下来。海岸上部的水池可能有一种钙质藻类石枝藻 (*Lithothamnion*) 的粉红色薄结壳，或者生长着一种鲜绿色的浒苔 (*Enteromorpha*)。它们还可能有一种褐藻——褐壳藻属 (*Ralfsia*) 的结壳生长物，其中包含有种类繁多的微小的生物种。滨螺、藤壶和贻贝可能居住在水池中，它们的贝壳上可能生长水螅虫类的线状群体。有一种很普遍的海岸昆虫滨懒跳 (*Anurida*) 在表面膜上跑动。像在淡水中一些和它极其相似的昆虫一样，这种昆虫在潜入水中时，有一层气

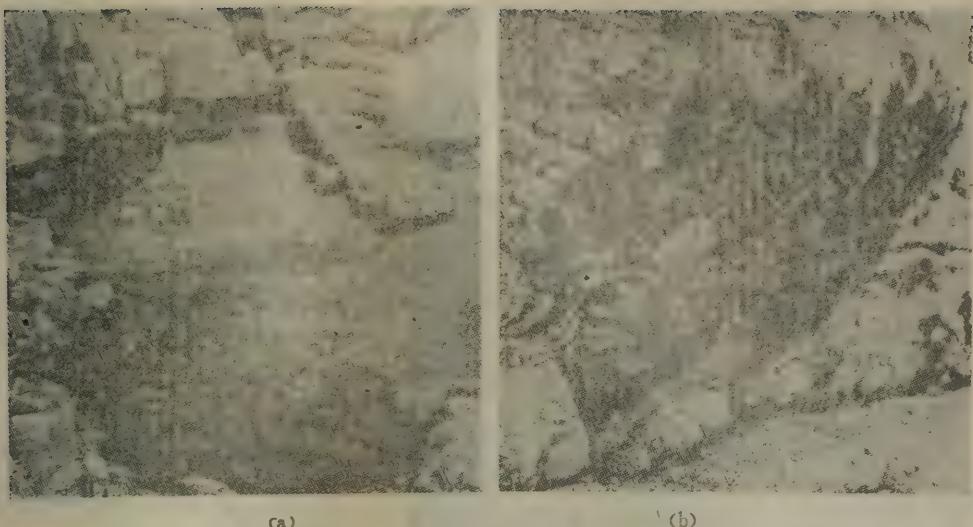


图16-5 潮汐水池：(a) 位于岩岸峡谷中的一个岩质水池；(b) 在一个大岩石的岩架上的一个很小的岩质水池。注意墨角藻、藤壶和水的透明度

膜包裹着它的身体。这种气膜使昆虫能够在高潮期间潜入水中，在低潮期间它走遍各个岩石寻找它作为食物的动物尸体。在海岸较低部位的水池可能居住着更加多样化和比较丰富多彩的生物种，如绿色海绵、黄色海绵、贻贝、海星和海葵，绿色海绵是因为分散生长在它整个身体上的共生藻类而显出绿色的。曾经调查过一个小潮汐水池，它居住着5185个生物个体，代表45个肉眼可见的生物种 (Bobv jery和Glynn, 1960)。

所有水池中的生物还要遇到另一个环境因子——氧平衡。如果藻类相当多，水中的含氧量在一天中是有变化的。白天含氧量高，夜晚含氧量低，这种情况在海洋中是极少发生的。二氧化碳含量在夜晚增加意味着pH降低。只有那些能很好地适应这种环境非常频繁变化的生物才能定居在水池中。

疏 松 岩 块 和 卵 石

岩岸代表潮间生境的一个极端，沙质海滨（将在后面讨论）则代表另一个极端。介于两者之间的是覆盖着与泥、沙基质混在一起的松散石块和小卵石的海岸。像河底的石块一样，海岸的疏松岩块和卵石供养着丰富的生物（见图16-6）。在较低的部位，埋在沙和砂砾中的石块受到的摩擦大到足以阻碍藻类和藤壶的生长。但是，除非是埋在泥里，否则，这些石块的下面仍然栖居着要求免受阳光、干燥和猛烈水流为害的生物种群。这些生物生活在几乎是永久平静的海水中，这种海水是潮汐退出很久之后还留下来的。由于照度低，海藻很少。动物区系食用悬浮在它们周围水中的食物和沉降到石块附近的有机碎屑，或者在夜间它们离开原来的藏身之地去寻找食物。动物群落的性质取决于岩块的稳定性。如果岩块容易被海浪翻转，那么在岩石下面的生物种群将由于暴露而死亡。如果岩块在冬天移动得最多，那么夏季种群将主要由夏季一年生生物组成。由于像鹅卵石那样大小的小石块非常不稳定，所以卵石滩常常是生物的不毛之地。

岩石下面可能供养着几种滨螺和许多小甲壳动物，如海岸跳跃生物跳钩虾属 (*Orche-*



图16-6 在低潮时暴露出的一块小卵石下面的情况。注意藤壶、海螺和海葵等。在石块下面的水中，小甲壳动物和沙蚕很多

stia) 和端足类钩虾属 (*Gammarus*) 动物。另外一些端足类甲壳动物居住在用海藻碎屑做成的管状巢穴里。小螺管状的螺旋虫 (*Spirorbis*) 在海藻上很普遍，它们将自己附着在石块下面，就像具有石灰质管的龙介科环节动物蠕虫和平的多鳞虫那样。钻岩石蛀虫如 *Potamilla* 和才女虫 (*Polydora*) 的一些种类也可能栖居在这里。蟹在岩块底下寻找隐蔽场所，和海星、海胆以及许多种蠕虫生活在一起。在有机碎屑积累的地方，有很多杂食性的毛足虫——沙蚕 (*Nereis*)。

和其他关系密切的属。蠕虫居住在石块下面不规则的洞穴里，以植物和动物的残体为食物。和这些蠕虫栖居在一起并以它们为食物的是纽虫。在有机物质积累到能够形成一种肥沃的和有气味的腐泥土的地方，石块底下的基质可能覆盖着细小的、扭缠着的红色线状生物群体。对潮间海滩上石块下面进行调查是能够取得成果的，但如果要使石块所保护的小生物群体保持下去的话，一定要将被移动的石块恢复到它原来的位置。

沙 岸 和 泥 岸

沙岸和泥岸在低潮时显得好像没有生命，这和密布着生物的岩岸形成鲜明的对照。但这些沙和黑色软泥并不像看起来那么毫无生命，因为在泥沙的下面有正在等待下次高潮到来的生物。

沙岸是一种多少有些严酷的环境；这种海滨环境的基质是内陆和沿岸的岩石经严酷的风化后的产物。经过漫长的岁月，风化岩石的最后产物被河流和海浪冲走，以沙粒的形式沿着海的边缘沉积下来。沉积下来的沙粒的大小影响着沙滩的性质，在低潮期间的持水能力和动物在其中打洞的能力。坡度比较陡的沙滩常常由较大的沙粒组成，并且经受较大的波浪冲击。暴露于高浪的海滩通常是平坦的，因为许多海滩物质从海滩冲刷到较深的水中，而细沙则留在后面（见图16-7）。各种大小的沙粒，特别是毛细管作用最大

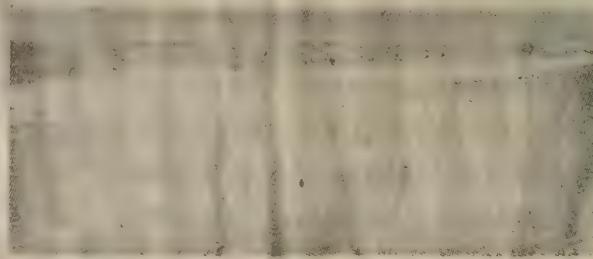


图16-7 一个被激浪冲击的沙滩，虽然这个沙滩看起来好像没有生命，但就在沙滩的下面生物是很丰富的

的较细的沙粒，或多或少被水膜所包裹，能减少进一步的磨损。在低潮时水分被沙滩所保持是沙岸的显著特征之一。

在有海岸掩护的地区，斜坡可能很平缓，沙滩的表面好像是平地。由于落潮水流很缓慢，有机物质沉淀并保留下。因为沙滩很平坦，潮水退出要经过很长距离，水面不能完全排出，因而表面保持潮湿。在这样的地区，可以发现海滨泥地。

生物在沙滩表面上生活几乎是不可能的。它不能为海藻和与它密切相关的动物区系提供可以附着的表面；特别需要岩石缝隙的蟹、蠕虫和腹足类软体动物在这里找不到保护场所。生物不得不生活在沙的下面（见图16-8）。



图16-8 大西洋型海岸沙质海滩上的生物。虽然没有明显的成带现象，但从陆地到海洋，生物仍以一定的梯度发生变化。（Ⅰ）潮上带：沙蟹和沙蚕；（Ⅱ）低平海滩：美玉虾，毛足虫，蛤；
 （Ⅲ）潮间带：蛤，沙蠋，鼠妇蟹；（Ⅳ）潮下带（浅海带）。虚线表示高潮位

沙岸的生物没有经受像岩岸那样剧烈的温度变化。虽然沙面的温度在中午可能比涌进的海水高 10°C 以上，但在沙滩下面几英寸的地方全年的温度几乎保持恒定，盐度也没有剧烈的变化，即使在淡水流过沙滩表面时也是这样，在沙滩下面10英寸处的盐度只受到很小的影响。

由于有生物生活在沙岸，所以有一些有机质积累。大多数沙滩含有一定数量的有机碎屑，它们来源于海藻、动物残体、排泄物和被风从海岸吹来的有机物质。有机质积累在沙滩里面，特别是在有掩护的地区。实际上，在水的湍流和海滩上有机物质的积累之间存在着一种反相关的关系。在海滩泥地，有机质的积累达到最大的数量。在沙滩，有机物质堵塞了沙粒间的空隙，将沙粒团聚在一起。当海水向下渗进沙滩时，水中的氧由于细菌的呼吸作用和化学物质（尤其是亚铁的化合物）的氧化作用而减少。在沙滩里面的某些部位，水分失去全部它所含有的氧，因而产生水分停滞和缺氧区；这种区域的特征是有厌氧细菌和形成硫化亚铁。硫化亚铁形成一个变黑的区域，它的深度随着沙滩的暴

露程度而变化。在海滨泥地，这种情况几乎存在于表面。

在海滩上存在着动物的成带现象，但它是隐蔽的，必须挖掘才能发现。以动物为根据，沙岸和泥岸可大致分为潮上带、潮间带和潮下带，但没有像岩岸那样的普遍模式 (Dahl, 1953)。

沙滩和泥滩上的动物是由生活在表面上的底上动物和生活在基质里面的底内动物组成的。大部分底内动物不是在沙里或泥里占有永久性或半永久性的管穴，就是在它们需要时能够迅速地在基质里挖洞。多细胞的无脊椎底内动物或者在水通过外面覆盖物时进行气体交换获取氧气，或者通过鳃和巧妙的呼吸虹管的呼吸获得氧气。

最显著的沙滩底上动物是淡色的、沙样颜色的沙蟹（见图16-8）和漂流线的食腐动物——沙跳虫，它们大部分居住在沙滩上部或者潮上带。像岩岸上部的滨螺那样，这些动物是比较接近于陆生的动物，而不是海洋的。沙蟹一生中的大部分时间生活在潮汐线上之上，在那里它们在洞穴里度过整个白天，在晚上出来猎食。它们的洞穴是简单的竖洞，洞底是扩大的巢窟。它们每天都要回到波浪线去湿润它们的鳃室，在繁殖季节，它们必须回到（尽管是暂时地）曾经养育它们的海中。

沙跳虫（即跳钩虾）也是一种几乎是抛弃海洋的海洋型动物。它很少进入——如果曾经进入的话——水中，如果它被水淹没的时间很长，可能会被淹死；但是它仍然需要海岸的潮湿和盐度。跳钩虾在白天住在潮汐线上面的洞穴里，在晚上出来寻找食物。如果潮水退出，它就横越潮间带海滩去吃一点海藻。在黎明或者高潮时，跳钩虾就返回海滩的高处，重新挖掘它的洞穴，用沙将“门”封住，一直呆到夜晚或者低潮重新到来。

在海滨泥地上，这些动物被小的腹足类软体动物觸螺 (*Hydrobia*) 和普遍存在的蝶羸耋 (*Corophium*) 所取代。觸螺像一个非常小的滨螺。虽然它能够钻进软泥里面，但它在泥表面度过大部时间。在低潮时，它以数以百万计出现在海滩泥地上。它们在表面上蠕行，以小的颗粒状有机质为食物，它吞食这种有机质是为了获取附着在有机质上的细菌。当觸螺吃完食物后，可能钻进软泥等待高潮的到来。在高潮时，这种软体动物可以依靠粘液质的浮筏飘浮在水面上，这种粘液质的浮筏也可以作为捕获食物的网。所以，觸螺是在两个潮汐周期里都寻食。当潮汐低落时，这种软体动物漂回来并重新落在海滨泥地上。

端足类的蝶羸耋 (*Corophium*) 低潮时以一种圆圈形运动路线在泥岸上爬行，但从不离开潮间带。它居住在一个永久性到半永久性的半圆形洞穴里，洞的两端是敞开的。为了获取食物，它挖掘出一个蹄掌形的小洞，洞穴一经挖好，就用它的步行足拨弄出一股小水流流进洞穴内，当混浊的海水流过小洞时，就用它的头部附属器筛选出大量的大泥粒，用它的上颚将泥粒压碎。它在进潮前离开洞穴，向上转移到泥质海滩上。当开始落潮时，它又游进落潮的水流中，以便飘回和沉落在它原来的出发地点。

潮间海滩（潮间带）是真正的海洋生物出现的地方，虽然它没有像潮间岩岸上所发现的那么多种多样，但某些种的数量常常是很多的。沙质海滩动物区系的能量基础是有机物质，其中很多由于细菌的分解作用而成为可利用的，在低潮时细菌分解的速率最大。细菌浓集在沙中有机物质的周围，在那里它们可以避免水的稀释作用的影响。分解作用的产物被溶解并在每次高潮时被海水冲到海洋中，反过来，高潮水也带来更多的有机物质以供分解之用。因此，沙滩是生物地球化学循环的一个重要场所，它提供给离岸

海水以磷、氮和其他化合物。

事实上，沙岸和泥岸的所有动物区系都居住在地面之下，和居住在地面相比较，地下是一个舒适得多的场所。底内动物可以分为大型底栖动物、小型底栖动物和微型底栖动物。这些生物以有机物质为食物。根据这一点，海滨沙滩和海滨泥地的能量流动不同于陆地生态系统和水生生态系统，因为它的基本消费者是细菌。在比较常见的能量流动系统中，细菌主要作为分解生物，负责将死亡的有机残体转化为作为生产者的生物能够利用的养分形态。但是，在海滨沙滩和海滨泥地，细菌不仅分解有机质，而且是其他消费者的主要食物来源。实际上，细菌起着食植动物的作用。

许多食底泥生物吞食有机物质主要是作为获取细菌的一种方法。其中比较突出的生物是数量很多的圆虫和桡足类甲壳动物的猛水蚤目 (Harpacticoida)。多毛类环节动物沙蚕 (*Nereis*) 是最重要的消费者之一，它被称为破布虫 (ragworm) 或者沙蚕，这些柔软的蠕虫通常是微红色或是橙色的，它们发育良好的侧足下垂在身体的每一边，使它的外貌像一块被撕碎的破布片。沙蚕居住在泥地的洞内，它的食物范围很广，从细菌到蠕虫、圆虫、其他的多毛类环节动物和桡足类甲壳动物。沙蚕是沙岸和泥岸的优势动物，它在几个不同的营养阶层上起作用，它本身又是许多种鱼的主要食物。

沙质海滩上的许多动物，尤其是大型底栖动物，是食底泥生物，它们通过在沙中积极地挖洞并吞食基质以获取其中的有机质的方法来取得它们所需的食物。它们之中最普遍的是沙蠋 (*Arenicola*)，它是海滩上令人注目的蛇管形和锥形泥粪的排泄者。每一堆泥粪标志着一个有沙蠋住在里面的U形洞穴的洞口，每一堆泥粪的附近有另一个洞口，即一个漏斗形小洼地，基质物质向下流向沙蠋。另一种挖洞动物是美玉虾 (见图 16-8)，它出现在潮间带低潮线一端。它在沙中挖掘一个几英尺深的垂直的洞，在低潮时它留在洞里，在高潮时美玉虾移向洞口，筛选沙粒以获取有机碎屑、细菌和硅藻。

其他的沙滩动物是滤食性动物，它们用从潮水中筛选有机质颗粒的方法获取它们的食物。其中有一种叫“逐浪渔夫” (surf fisher)，它随着涨潮和落潮而进入和退出海滩。还有一种叫鼠蝉蟹，它的身体有一部分埋在沙里，让碎波在它的上面滚过，当碎波平息和波浪退走时，它便从沙中出现并且将它的触角伸进水流中，然后收回触角，用摄食附肢清除捕获的食物。在涨潮时，全部鼠蝉蟹都离开沙中，乘碎波到沙滩上来。然后，当海浪退回时，它又迅速挖洞进入沙中。另外一种是双壳类软体动物斧蛤 (*Donax*)，即壳灰岩蚶，发现于大西洋、墨西哥湾和太平洋的海岸。在涨潮时，壳灰岩蚶从沙中露出来并且被卷向岸边。当海浪失去冲力时，壳灰岩蚶用它强壮的足掘洞进入基质，将自己埋进沙里。一旦定居下来，它就将它那分开的虹管伸出沙面以猎取有机碎屑，并以假粪排出废弃物。当潮汐退出时，壳灰岩蚶随着落潮水流向海洋漂移，在潮下带度过低潮期。这种随潮汐移动的现象是大西洋和墨西哥湾海岸的壳灰岩蚶的特征，太平洋的蚶种看起来是比较固定不动的 (Hedgpeth, 1957)。

在海滩的沙里和泥里，居住着大量的小型底栖动物，它们的大小为50—500 毫米，包括桡足类、介形类、圆虫和腹毛类动物，所有这些称为填隙动物。填隙动物区系通常是细长的形状，具有大大减少了的刚毛、刺和结节。绝大多数没有浮游性幼虫阶段，这些动物主要的食物是微型底栖动物、藻类、细菌和有机碎屑。填隙动物的生活表现出季节性的变化，在夏季的几个月份中达到最大的发展。

潮下带和潮下带边缘同样栖居着其他的双壳类软体动物和蛤类。最有特征的一种是心形蚶 (heart clam)，或叫普通鸟蛤，它的数量可能非常大，它的形状是球形，在贝壳上有明显的辐射状的脊，有一只大而有力的足。和壳灰岩蚶一样，这种鸟蛤滤出微小的浮游植物作为食物，它在沙面上自由地到处移动，但用它强有力的足能够迅速地挖洞进入沙中。

恰好在低潮线之上的地方和在潮下带，还可能有一些其他动物，其中有海星和与它有亲缘关系的扁形海胆 (图16-8)。扁形海胆为圆盘状，非常薄，在贝壳里面有支撑的柱状肌，在盘状壳上面具有一个不明显的点状五角星图案。在沙中栖居着心形海胆，它住在一个深度在 6 英尺以上的小穴里，通过一条粘液线状管道与地面保持联系。它是一种食碎屑动物，用它的从地洞伸出来的变形管足从线状管道口周围的沙中收集有机碎屑。

和这些基本上是食植动物有联系的是捕食性动物，不管是涨潮还是落潮通常都有它们的存在。在低潮线附近或低潮线下面居住着捕食性腹足类软体动物，它们和岩岸的荔枝螺一样捕食双壳类软体动物，它们是在沙里猎取这些牺牲者的。在同一区域，还有鬼鬼祟祟的捕食者梭子蟹类，如蓝蟹和绿蟹，它们捕食鼠蝉蟹、蛤和其他动物，它们和腹足类软体动物一样，随着潮汐的涨落而去留。进潮给它们带来另外的捕食者，如青鳉和银汉鱼。当潮水退出时，鸥和海岸鸟类匆匆忙忙地跑遍沙滩和泥滩猎取食物。

由于沙质海滨和海滨泥地的动物依靠有机物质的输入，又由于它们本质上是异养性质，因此，海岸生态系统或许应该包括作为海岸环境的一个组成部分的沙滩和泥滩 (图 16-9)。除了最清净的沙滩外，在潮间带产生一些初级生产量。主要的初级生产者是硅藻，它的生长主要被局限于有机质含量很高的细粒沙质沉积物中。生产力是低的，对一个中等暴露的沙滩生产力的估算 是 $5 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 。由于浮游植物在高潮时被冲进来并遗留在海滩的表面上，生产量可能暂时有所增加。遗留下来的浮游植物的大多数仍然是

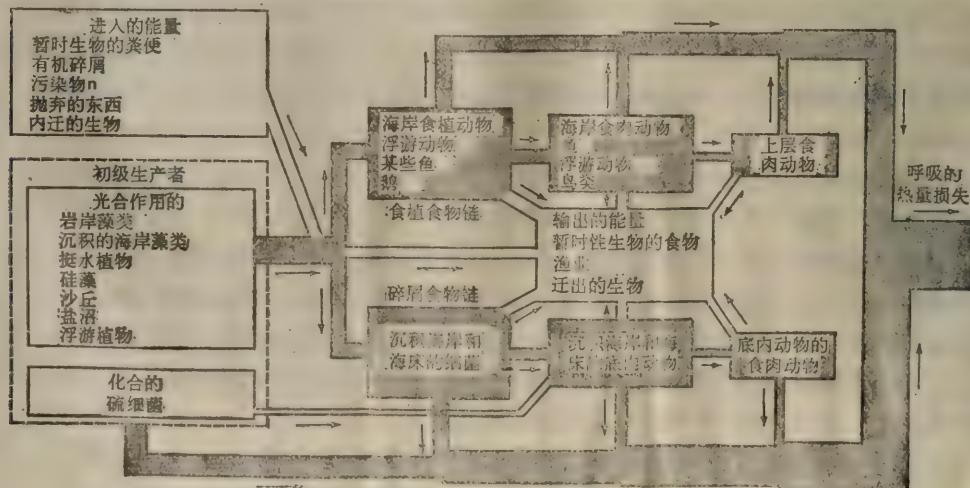


图16-9 海岸生态系统实际上是由海岸陆地的边缘地区和潮下带组成的超级生态系统。它包括两种食物链：食植食物链，包括岩岸食植动物和浮游动物；有机碎屑食物链，包括沉积海岸和潮下带软泥中的细菌以及依赖于它的食碎屑动物和食肉动物。由于能量的进入超过输出，这个系统不断地得到能量，这是海岸生态系统为什么如此有生产力的一个原因（引自 S.K. Eltringham, 1971, Crane, Russak and Co., Inc., New York）

硅藻。作为生产者，比较重要的是在黑色硫化物中（即还原层中）的硫细菌，它们是利用氧化亚铁还原时释放出来的能量的化能菌。有些海滨泥地可能覆盖着浒苔属 (*Enteromorpha*) 和石莼属 (*Ulva*) 的藻类，它们的生产力可能很高。

实际上，海岸和海滨泥地是包括盐沼、河口湾和近岸水域在内的一个更大的海岸生态系统的一个组成部分。它们起着能量和养分的转变场所的作用，因为它们所利用的能量不用来自初级生产量，而是来自产生于本区域之外的有机物质。有许多养分循环只是部分地在海岸的边界线之内进行。

珊瑚礁

在温暖、阳光充足的副热带和热带水域，可发现有珊瑚礁，它不是起源于地质学因素，而是一种生物学的结构。珊瑚礁是由分泌碳酸盐的生物构成的，珊瑚（腔肠动物）可能是其中最显著的，但常常不是最重要的。孔石藻 (*Porolithon*)、有孔虫和软体动物也起重大的作用。珊瑚礁是由经受住海浪作用和食珊瑚动物的袭击而交互生长的珊瑚残骸构成的。珊瑚礁的建造只能在水下进行，其最大深度通常可达低潮线下面几十米。珊瑚礁需要一个稳定的基础使它们能够生长。浅的大陆架和被海水淹没的火山就能提供这样的基础。

珊瑚礁有三种（它们之间有很多过渡型）：沿着岛屿和陆地岩岸生长的裙礁；与陆地的海岸线平行的堤礁；环绕着泻湖的马蹄形环礁。泻湖大约40米深，通常通过环礁的缺口与外海相通。珊瑚礁可一直建造到海平面，但要成为岛屿或环礁，就必须通过海平面的下降，或者通过沉积物的积累而升高以及风和海浪的作用使珊瑚礁物质堆积而使珊瑚礁露出水面。

珊瑚礁在生态学上的兴趣在于它所供养的生物和它所代表的生态系统。珊瑚礁是包括珊瑚和藻类之间的紧密关系在内的复杂生态系统。在珊瑚的组织里，生长着动物内生小黄藻 (*zooxanthellae*) 和在动物体内生活的甲藻，在钙质骨骼上生长着丝状的和钙质的其他藻类。珊瑚虫在夜晚取食，它伸出触手从水中捕捉浮游动物，以此获取它自己和它的共生藻类所需要的磷和其他元素。在白天，这些藻类吸收阳光，进行光合作用，将有机物质直接输送到珊瑚组织。这样，养分在珊瑚和藻类之间产生再循环 (Johan, 1967; Pomeroy 和 Kuenzler, 1969)。此外，通过改变动物体内 CO_2 的浓度，藻类使珊瑚能够形成构成骨骼所需要的 CaCO_3 (Goreau, 1963)。生长在珊瑚上的是能增加初级生产量的绿藻类 (*Chlorophyta*)。因此，藻类和珊瑚之间的共生关系以及通过潮流进行的养分再补充使珊瑚礁成为世界上最富饶的生态系统之一。

珊瑚礁的生产力很高，珊瑚构造所提供的生境极其多种多样，反映这种特性的是珊瑚礁附近的生物非常多样化。密集在这里的生物种类有数以千计的外来无脊椎动物，其中有一些以珊瑚虫和藻类为食；有数以百计的色彩丰富的食植性鱼类；有大量的捕食性鱼类，它们为了捕食其他动物，潜伏在使珊瑚礁成为蜂窝状的洞穴中。此外，还有大量的共生者，如清洁性鱼类和甲壳动物，它们从较大的鱼和无脊椎动物身上搜集寄生生物和有机碎屑。

摘要

在沙岸上，漂流线明显地标志出潮汐推进的最远距离。在岩岸上，潮汐线被生长在岩石上的黑色海藻带明显标记出来。岩岸最显著的特征是生物的成带现象，它是由于海岸交替地暴露出来和被潮汐淹没而引起的。黑色海藻带明显标志出潮上带，它的上部只有在每两星期一次的大潮时才被水淹没。每天被潮水淹没的地区叫潮间带，它的特点是有藤壶、滨螺、贻贝和墨角藻。只有在大潮时才暴露出来的是潮下带，主要生长着大型的褐色海带、角叉菜和海星。落潮后留下潮汐水池，它被称为海中的小天地。它们是独特的生境，在整个24小时里经受着温度和盐度的大幅度波动，居住着数量不定的海洋生物，生物的数量取决于淹没和暴露的时间。和岩岸相比，沙岸和泥岸在低潮时生物显得很贫乏；但在沙滩和泥滩下面的环境条件比岩岸更加适合生物居住。海滨泥地和沙滩的栖居动物在基质里面占据有永久性或半永久性的管穴，它们的食物是潮水冲到岸上来的有机物质。生物的成带现象被隐藏在地面上，生物的种类比岩岸少。但是，不管是隐藏在沙里还是暴露在岩石上，海岸上的所有生物种类都表现出对于涨潮和落潮的明显适应性。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

第十七章 开阔海洋

越过河口湾、岩岸和沙岸，超出红树林沼泽和珊瑚礁之外，就是开阔海洋。和湖泊一样，开阔海洋的主要植物类型（或叫初级生产者）是浮游植物，即随水流漂浮的小型植物。使植物小型化的原因是：植物被一种化学介质所包围，这种介质含有数量不同的生物所必需的各种养分，浮游植物直接地从水中吸收养分（见第四章）。生物的个体越小，可用于吸收养分和利用太阳能的表面积就越大。海水的密度使得植物没有必要发育良好的支持结构。在近岸水域和上升流区域，直径在100微米以上的浮游植物可能是普遍的，但一般植物的个体要小得多，分布也广泛得多。

浮游植物

由于需要光，浮游植物（图17-1）被局限于表层水，其分布深度取决于光的透射深度，其变幅可从几十英尺到几百英尺。由于光、温度和养分有季节性、年度性和地理上的变化，又由于浮游动物的吞食，浮游植物的分布和类型的组成在各个海洋和各个海域是不同的。——

每个海洋或者一个海洋内的各个海域都有自己的优势种。沿岸水域、浅海水域和上升流水域的浮游生物比外洋丰富。在下降流水域，甲藻集中在不大受扰动的区域的靠近水面的地方。甲藻是一群大的、多种多样的藻类，其特征是有两根鞭状鞭毛。它们在较



图17-1 海洋的初级生产者是微小的单细胞植物——浮游植物。图中的浮游植物是领石藻类 *Emiliania huxleyi*，在透射电子显微镜下放大11,000倍（照片引自美国伍兹霍尔海洋研究所）

温暖的水域数量最多。在夏季，它们集中在表层水中，其数量多至使表层水变成红色或褐色，对其他海洋生物常常有毒害作用，甲藻的这种密集是造成红潮的原因。在上升流区域，浮游植物的优势种是硅藻，它被包裹在硅质薄壳里，在北极水域硅藻特别丰富。比硅藻小的是颗石藻，它们是如此之小，以至能透过浮游生物捕集网（因此把它们归入微型浮游生物一类）。它们微小的躯体被钙质的板块或者被一种嵌在凝胶膜里的针状体所保护。除了极地海域外，它们普遍分布在所有的水域。颗石藻有漂浮的能力，其特征是含有既能增加浮力，又能作为一种贮藏食物的方法的微小油滴。在赤道流和浅海区，浮游植物的数量是不同的。在横向的和垂直的水分循环急速的地区，浮游植物的组成部分反映出各种类型在当地条件下生长、繁殖和存活的能力。

浮游动物消费者

食浮游植物的是食植浮游动物，大部分是桡足类甲壳动物、浮游节肢动物（海洋中数量最多的动物）和虾状磷虾，通常称为磷虾。其他过浮游生活的生物种类是诸如腹足类、牡蛎和头足类软体动物的幼体。以食植浮游动物为食物的是食肉浮游动物，其中包括栉水母（Ctenophora）和毛颚动物（Chaetognatha）的幼体。

由于浮游动物在海洋中的食物个体很小，分布很广泛，因此它们为了获取浮游植物可以采取比通过细孔过滤海水更加有效和需要较少能量的方法。各种不同种类的浮游动物生长着网状物、刚毛、耙状物、梳状物、纤毛和粘性结构，甚至能生物发光。

和浮游植物一样，浮游动物的组成在不同区域、不同季节和不同年份是不同的。浮游动物通常可分为两种主要类型，较大的类型存在于浅的近岸水域，较小的类型通常存在于较深的开阔海洋。大陆架海域的浮游动物有很大一部分是鱼类和底栖生物的幼体，包括相当多种多样的生物种，这反映出环境条件和化学条件的多样性。开阔海洋比较均匀一致，养分也贫乏，因而供养的浮游动物种类较少。极地水域的浮游动物在深水中以冬眠状态度过冬天，在硅藻繁殖盛期的短暂时间里则上升到表层水中进行繁殖。在温带地区，浮游动物的分布和数量取决于温度条件。在温度几乎是均匀一致的热带地区，浮游动物不太受限制，整年都可进行繁殖。

像浮游植物一样，浮游动物的生活主要受水流的支配。但很多浮游动物具有足够的游泳能力，有一些支配自己的能力。大多数生物种每天垂直地迁移到具有它们比较喜欢的光强度的水层中。当黑夜降临时，浮游动物迅速地上升到水面吞食浮游植物，黎明时，它们又回到下面它们比较喜欢的深度。

这种迁移有一些好处。由于在夜晚的黑暗中寻食和白天躲在黑暗的深水中，浮游动物可以避免被大量捕食。由于白天停留在较冷的水层中，浮游动物在休息期间可以保存能量。在寻食期间，表层流可将浮游动物漂离它们白天停留的位置，但是它们通过存在于较深水层的逆流能够回到原来的地点。它们对于光线条件变化的反应有更加有效的方法。当一大片浮游植物漂过它们上面的水层时，浮游动物对这种食物阴影的反应是向上移动，使它们脱离深层流的漂流，停留在比较靠近表层水的地方，在晚上它们就能直接移到食物丰富的表层水。但是，那些缺乏垂直迁移能力的浮游动物，甚至某些进行垂直迁移的浮游动物，它们随表层流漂浮出繁殖区域。通过复杂的季节性迁移循环，繁殖种

群的存活者才得以存活下去。

自游生物

以浮游动物为食、并将能量传递到更高营养级的是小鱼、乌贼，最后是海中的大型食肉动物（见图17-3）。有些捕食性鱼类，如鲱鱼和金枪鱼，基本上被限制在透光层。其他的捕食性鱼类生活在较深的中层带和深层带。在没有任何可以作为防止被捕食的隐蔽场所或者潜伏地点的区域，各水层带的栖居动物发展了各种保卫自己和捕食其他动物的方法，其中有水母的针刺细胞，有使动物能够迅速逃跑和追捕的明显的流线型，有非凡的保护色，有灵敏的声呐，有高度发达的味觉器官以及包括鱼群或鱼集团在内的社群结构等。有些动物，如须鲸类，有特殊的构造，使它们能够从水中滤食磷虾和其他浮游生物。另外一些动物，如抹香鲸和一些海豹，有潜入很深的水中去获取食物的能力。有些浮游植物能照亮黑暗的海洋，鱼类利用这种生物发光可以发现它们的捕食食品。

在光线暗淡的中层带和黑暗的深层带，依靠像雨一般沉降下来的有机碎屑作为能源。这样的食物是有限的。除了较大的有机物之外，有机物的沉降速度是如此之慢，以致在它们到达最深的水层或者水底之前就被吃掉、腐烂或者被溶解。其他的能源包括存在于比较黑暗区域的腐生浮游生物、颗粒性有机物质、作为废弃物从海岸移入的物质、船上扔下海的废物和大的动物尸体。由于食物很有限，因而生物种类很少，数量也不多。

深水带的栖居动物为了获取食物，同样有特殊的适应性。它们中有一些像浮游动物一样，在夜晚游到上部水面寻食；另一些则停留在光线暗淡或黑暗的水层，具有深暗的颜色和柔软的躯体。许多深海鱼类依靠发光的引诱物、模拟被捕食的动物、可伸展的颌和膨胀性的腹部（使它们能够吞噬大块的食物）作为获取食物的手段。虽然大多数鱼是小鱼（一般长度在6英寸以下），但这个水域仍居住有罕见的大型生物，如大王乌贼。在深层带，生物发光得到最大的发展，有三分之二的生物种类能发光。生物发光并不只限于鱼类，乌贼和磷虾具有由晶体和虹膜构成的像探照灯一样的器官；乌贼和小虾为了逃避追捕它的动物，能放出发光云。鱼沿着它们的两侧有一排排的发光器和发光的引诱物，使它们能够引诱被捕食者和辨认出同种的其他生物个体。

海底区

benthal一词的含义是海底，benthos一词的含义是栖居在海底的植物和动物，即底栖生物（图17-2）。从栖居在岩岸和沙岸的底栖生物到生活在海洋深处的生物之间的变化是逐渐的。从潮汐线到深海，栖居在水底的生物受基质性质的影响。在水底是岩质的或坚硬的地方，生物种群主要是由居住在基质表面上的生物即底上动物和底上植物所组成。在主要覆盖着沉积物的水底，大多数栖居生物（主要是动物）居住在沉积物里面，通称为底内动物。掘洞进入基质的生物类型受基质颗粒大小的影响，因为掘洞的方式常常是专化的，只适用于一定类型的基质。

基质随着海洋的深度、海底区与大陆及大陆架的联系程度而变化。在海岸附近，海

底沉积物来自陆地上的风化和侵蚀以及来自海洋生物的有机物质。深水区沉积物以细质地为其特征，这种物质随着深度和上覆水层中的生物类型而变化。虽然这些沉积物被称为有机的，但只含有很少的可分解碳，主要由浮游生物的骨质碎片组成。一般说来，它们有区域性变化，沉积在4000米深的有机沉积物富含钙质物质。在4000米以下，静水压力使一些类型的碳酸钙盐发生溶解。在6000米深和更深处，沉积物所含的有机物质甚至更少，主要由富含氧化铝和磷酸的红色粘土组成。



图17-2 隐藏在黑暗和深水中的海洋底栖生物只有把它们从水底捕捞上来时才能仔细地观察和研究。这样的标本常常令人惊奇，例如图中这种远古的甲壳动物合虾Syncarid曾经被认为在大约3亿年前就从海洋环境中消失了。这张保存的合虾（大小为2.7毫米）的显微照片是这种软甲纲甲壳类总目的两个标本之一。是1971年在南美洲东北部海岸外从1000米深的水层中采集的活体

（照片引自美国伍兹霍尔海洋研究所）

在沉积物里分成许多与氧化还原作用有关的层次。淡黄色的表层或者氧化层相对地富含氧、氧化铁、硝酸盐和亚硝酸盐，它供养着大量的底栖动物，如浅水区的多毛类环节动物和双壳类软体动物；在较深的水域有扁虫、桡足类甲壳动物和其他一些动物；此外，到处都有需氧菌繁茂生长。在这一层的下面是过渡到黑色层的浅灰色过渡层，它的显著特征是缺少氧气，铁是亚铁形态，氮是氨态，含有硫化氢。生长着厌氧菌，主要是硫酸盐和甲烷的还原菌。

在深海底区，温度、盐度和其他条件的变化是微不足道的。在这个黑暗的世界是没有光合作用发生的。因此，海底生物群落是严格异养型的，完全依靠最终到达海底的有机物质作为能源，正如已经指出的那样，这是非常有限的。有一些估算认为，到达海底的有机物质的数量是每年每平方米为0.5克（Moore, 1958），鲸、海豹和鱼类的尸体可能使海底每年另外增加有机物质2或3克/米²。

在海底生物中，有四种类型的索饵对策：可能象茎状的腔肠动物那样，能够从水中滤出悬浮物质；象海参那样，能够收集分布在沉积物表面上的食物颗粒；可能是有选择性的或非选择性的食底泥生物，如多毛类环节动物；也可能是捕食动物，像海蛇尾和蜘蛛似的海蜘蛛。

在海底食物链中，沉积物中的细菌是很重要的。在有大量有机质存在的地方，淤泥最上层中的细菌通常每平方米可多达十分之几克。细菌从溶解的养分中合成蛋白质，转而成为食底泥生物的蛋白质、脂肪和油类的来源。

生 产 力

海洋占地球表面的70%，它们的平均深度约4000米；但它们的初级生产量比地球陆

地表面少得多。海洋的生产力低是因为只有深达100米的表层透光区才能供养植物，植物（主要是浮游植物）呈斑块状分布，因为大多数开阔海洋的养分是贫乏的。养分贫乏有许多是由于几乎没有能够再循环的养分而引起的。浮游植物、浮游动物和其他生物及其残体沉降到透光层下面的黑暗底层水中，向深层水提供养分，但却夺走了上部水层的养分。这种养分的消耗在热带水域最明显。在那里有永久的温度分层，较暖的、密度较小的水层位于较冷、密度较大的深水层上面，阻碍表层水与深层水之间的养分交换。因此，尽管热带海域有高的光强度和高的温度，生产量仍然是最低的，其数量估计为每年 3.79×10^9 吨碳。温带海洋生产量较高，主要因为没有永久性的温跃层。在春天期间，在一定程度上也在秋天期间，温带海洋像温带湖泊一样，养分也因海水对流而发生循环（见第十三章）。这种来自深水层的磷和氮的再循环促使春天浮游植物的急剧增长。随着春天的消逝，水温开始分层，温跃层发展，阻碍了养分交换。浮游植物的生长耗尽了养分，其种群就急剧下降。在秋天，发生相似的海水对流，但由于光强度减少和冬天气温低，浮游植物生产量的增加很少。冬天生产量的减少使温带海洋每年的生产力缩减到只略高于热带海洋的水平，每年只有 4.22×10^9 吨碳。

在近岸水域和上升流区域生产力最高，每年的生产量可达 6.90×10^9 吨碳。主要的上升流区域大多在大陆的西面：加利福尼亚州南部的海面和秘鲁、北非、西南非洲和南极的海面。上升流的成因是极地和产生赤道流的赤道地区（见第十四章）不同的增热作用以及风力的作用。例如，当海水被从南面吹来的风朝北吹向赤道时，由于科里奥利力（地转偏向力）而偏离海岸。当偏离的表层水流走时，较冷、较深水层的上升水流取代了原来的表层水，并将养分带到海洋中温暖的、阳光能够照射的表层。因此，上升流区域非常富饶，它供养着丰富的生物。由于它们的生产力很高，所以上升流维持着许多重要的商业性渔业，如加利福尼亚州海面的金枪鱼渔业、秘鲁海面的鳀渔业和葡萄牙海面的沙丁鱼渔业。

其他的高生产量区域是近岸水域和河口湾，那里的生产力可高达1000克/（米²·年）。混浊的、养分丰富的水域是产鱼的主要区域。因此，在上升流和近岸水域之间，最富饶的区域是接近大陆的水域边缘。大量经过测定的沿岸水域边缘的生产力来自海底和表层水，因为这里的海域是浅的。海底生产量（基本上是无法利用的）不能认为是开阔海洋的生产力。根据最近的估算（Koblenz-Mishke等，1970），海洋浮游植物的总生产量可达每年 50×10^9 公吨干物质。假如把海底生产量估计进去，总生产量可能达 55×10^9 公吨。

浮游植物（主要是硅藻）生产的碳水化合物是海洋生物赖以生存的基础（图17-3）。初级生产量转化为动物的体组织是由浮游动物完成的，其中最重要的是桡足类甲壳动物。为了能取食十分微小的浮游植物，大多数食植动物当然也是很小的，在0.5—5.0毫米之间。海洋中大多数食植动物属于哲水蚤属（*Calanus*）、纺锤水蚤属（*Acartia*）、宽水蚤属（*Temora*）和桶状水蚤属（*Metridia*），它们可能是世界上数量最多的动物。数量最多的一种桡足类甲壳动物是*Calanus finmarchicus*以及与其有密切关系的海岛哲水蚤（*Calanus helgolandicus*）。在南极，蓝鲸的食料虾形的磷虾（又叫鲸食）是主要的食植动物。

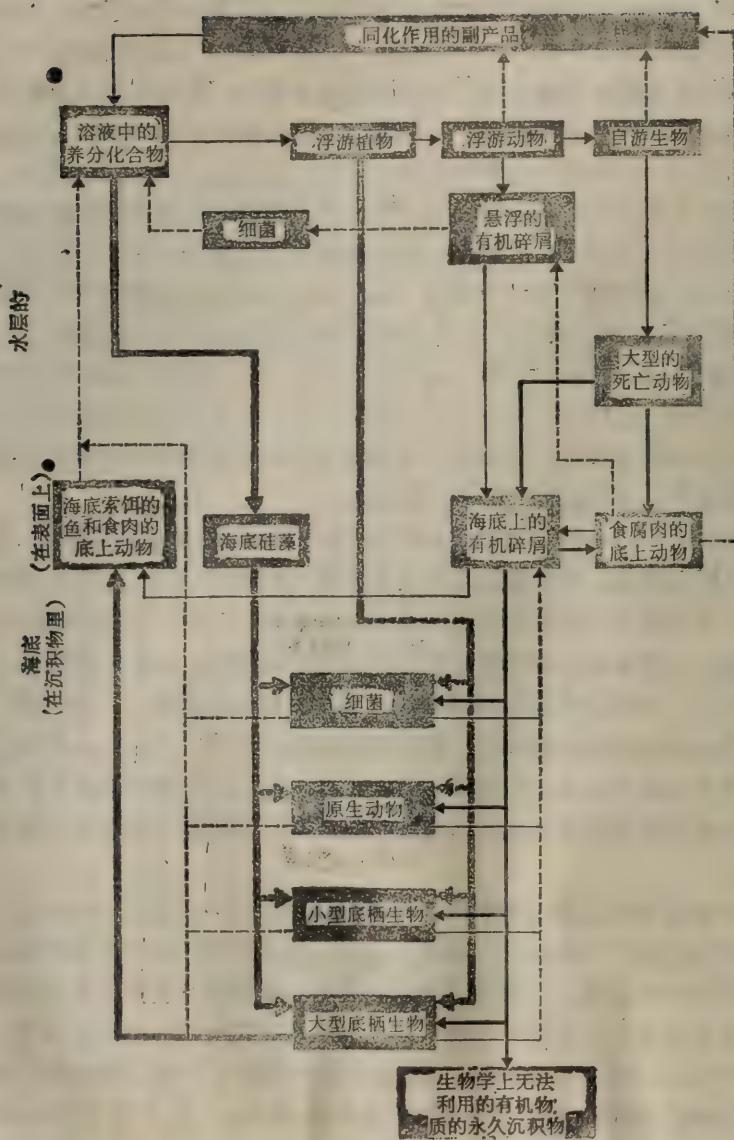


图17-3 简化了的海洋食物链图。上部代表水层带；在水层带的下面是底上动物和在海底索饵的自游生物。下面的图式包括底内动物和海洋腐殖质
(引自Raymont, 1963, 根据M.Gross, 1972, Oceanography (《海洋学》), Prentice-Hall, Englewood Cliff, N.J.)

因此，桡足类甲壳动物成为食物链中浮游植物和第二级消费者之间的一个环节，北海鲱鱼的食物链可作为例证(见图17-4)。主要的初级生产者是硅藻(*Skeletonema*)，它是哲水蚤属动物的食料。哲水蚤属动物的主要捕食者是半浮游生活的玉筋鱼(*Ammodytes*)，而玉筋鱼又是鲱鱼的食物。但是，鲱鱼能够跳过玉筋鱼而直接捕食哲水蚤，从而缩短食物链。除了这条主要的食物链之外，鲱鱼还卷入许多其他的分支食物链，这有助于它的食物供应的稳定性。

秘鲁上升流区域的鳀由于完全跳过浮游动物这个环节直接以浮游植物为食而大大缩短了食物链。鳀有异形鳃，使它能够从水中过滤浮游植物。虽然这些鱼在全年都产卵，但主要是在9月份和在南半球秋季的4月、5月产卵。由于卵里贮存的养料很少，所以鱼苗如果要活下去的话，就要求附近有非常丰富的食物（桡足类甲壳动物）。死亡率是高的。它的浮性卵和幼体是浮游生物的一部分，要受到许多浮游生物捕食者（包括成年鳀自己）的捕食。成年鳀被乌贼、鲣鱼、鲭和鸟类所捕食。猛烈的捕食来自鸬鹚、鹈鹕和塘鹅，它们都有喉囊，适于装载大量的鱼。鸬鹚食物的95%和鹈鹕、塘鹅食物的80%是秘鲁鳀。如果鱼的可获量发生什么变动（这是会周期性地发生的），鸟的种群就下降。近年来这些鸟类的种群已明显下降，这或许部分是由于人类的竞争。鸟类一年捕获大约400万吨鳀。秘鲁已捕捞了1050万公吨鳀，其中大部分加工制成鱼粉，出口到西方国家作为一种蛋白质供给牲畜作饲料。在1971年，秘鲁的渔业由于捕捞过度和亨博尔特海流的改变而衰落。近年来渔业呈现出一些恢复的征兆（Paulik, 1971）。

世界渔业提供了全世界食物热量的2%，所利用的蛋白质总量的10%和动物蛋白质的20%。渔获量中有45%制成鱼粉，其中大部分是给牲畜和家禽作饲料。三分之一的鱼运往世界上的发达国家，只有17%运往比较不发达的国家。美国是鱼的最大消费国之一，它购买了世界65%的金枪鱼罐头。大多数世界渔业捕获量包括比较没有销路的低质量鱼，根据单位捕捞强度计算，像黑线鳕和狗鳕那样的高品质鱼的捕捞正在减退之中。

世界渔业仍然把水产作为公共财富来对待，而不是为获得持久渔获量而进行经营管理。大多数海洋鱼种已捕捞过度，可以说已达到渔获量下降和种群显示出衰退征兆的程度，没有多少迹象可以表明捕捞过度的现象行将制止。主要的渔业国家已有很多资金用在捕鱼装备上，以致它们需要继续大量捕鱼以补偿原来的投资。此外，在许多国家，捕鱼工业是一种地方收益和就业的来源，这对于将渔获量减少至可以接受的生物学水平方面没有多少促进作用。对于捕鱼国家来说，在生物学上必须做到的，在经济上却是不能接受的。

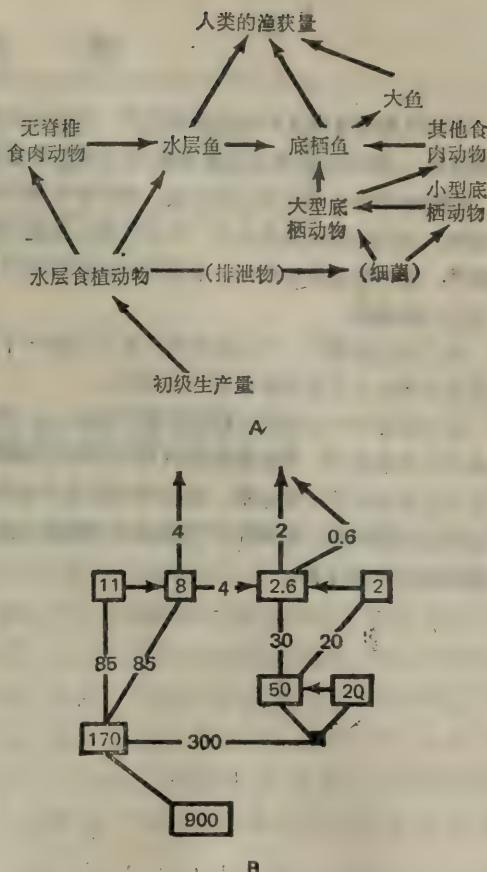


图17-4 (A) 以主要生物种类为基础的北海食物网。(B) 每年生产量的数值[千卡/(米²·年)]。注意在900千卡/(米²·年)的初级生产量中人类只有大约6.6千卡/(米²·年)的低能量收获(引自J. Steele, 1974, *The Structure of Marine Ecosystems* (《海洋生态系统结构》), Harvard University Press)

摘要

在河口湾和岩岸之外就是开阔海洋。它覆盖着地球的大部分表面。海洋中主要的植物是浮游动物。主要的消费者是浮游动物。依靠这些生物作为能量基础的是自游生物，主要是鱼类。

开阔海洋可分为三种主要区域，深层带是最深的，没有阳光，栖居着暗色的、身体柔软的动物，它们的特征是能发光。在深层带上面是光线暗淡的中层带，栖居着中层带所特有的生物种，如一些蟹类和乌贼。中层带和深层带都依靠从上层带像雨一样沉降下来的有机碎屑作为它们的能源。

由于海流和潮汐，开阔海洋可以被认为是一个巨大的、互相联系的生态系统，在高潮线下面有不同的沙质海滨和岩岸为其变型。

因为海水中养分贫乏，所以生产力是低的。产生这种情况的原因是由于贮存在上层水域中的养分是有限的，浮游植物和其他生物的残体沉降到深水中，而温跃层是永久性的，它阻碍深层水再循环到上部水层。最富饶的是浅的近岸水域和上升流水域，在那里富含养分的深层水能够回到表层。最有生产力的渔业只局限在这些地区，但是污染和鱼类的过度捕捞正在使海域的生产力下降。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

陆地生态系统

第十八章 陆地群落的分布

人们总是对其周围的动物和植物感兴趣，但是过去他们的知识大都只限于他们附近地区的那些生物。探险家们扩大了人们对世界的新陆地的视野，还带回来新的并且通常很奇怪的生物种类的标本以及关于它们的故事。由于自然科学工作者加入了探险家的行列，他们对世界上的动植物越来越熟悉，并开始注意到它们的相似性和区别。但是植物探险者观察这个世界却是和动物探险者不一样的。植物学家及时地注意到这个世界能被分成几个植被大区组——荒漠、草原以及针叶林、温带林和热带森林。这些分区组被称为群系（formation），尽管他们还很难在它们之间划出清楚的界线来。植物地理学者也及时地企图使群系与不同的气候相关连，并发现了气候区影响植被区及其生活型谱（见第八章）。

与此同时，研究动物分布的动物地理学家却发现他们很难画出分布图。在二十世纪初期，自然科学家们就已经积累到关于世界范围的动物分布的基本资料。那时所有需要



图18-1 表示主要生物地理界的极地投影世界图（引自M.F.Guyer和C.E.Lane, 1964）

他们做的就是整理这些资料，并得出一些一般的结论，这是一件足够大的任务。对于鸟类，这项工作在1878年就被Philip Sclater做出，他在地图上把它们标入六块大体上与几块大陆一致的区域。但是关于动物地理的主要工作却是由Alfred Wallace所完成的，他还由于发明了与达尔文相同的进化理论而闻名于世。做了某些修改的Wallace界，至今仍在应用。

生物地理区

有六个生物地理区，每一个都或多或少地包括一个主要的大陆块并被海洋、山脉，或沙漠所分隔开（见图18-1）。这就是古北界（Palearctic）、新北界（Nearctic）、新热带界（Neotropical）、埃塞俄比亚界（Ethiopian）、东洋界（Oriental）和澳洲界（Australian）。由于有些动物地理学者认为新热带界和澳洲界与其它四个界相异甚大，以致经常将此二界在地位上与另外四个界的集合等同。从而分为新界（Neogea）（即新热带界）、南界（Notogea）（即澳洲界）和后界（Metagea），后界是世界的主要部分。每一界都在其包含的分类单位上具有某种特性和一致性，并且每一界都程度不同地与其它界共有一些科的动物。除澳洲界外，每一界都在地球历史上的某一时间与另外的界有陆地相连使动物和植物能够通过。

古北界和新北界两个界，关系相当紧密；事实上，这两个界常被认为是一个，即全北界（Holarctic）。新北界包括北美大陆，其南部到北回归线。古北界包括整个欧洲大陆、喜马拉雅以北的整个亚洲大陆、阿拉伯半岛北部和北非沿海的一狭长区域。两界在气候上和植被上都是相似的，在动物区系组成上也相当的相似，两区共有，尤其在北部，狼、兔、驼鹿、驯鹿、狼獾以及美洲野牛这些动物。

在针叶林地带以下，两个地区的区别就更明显了。古北界脊椎动物区系不丰富，并且很少是特有的，古北界的爬行动物很少，并且一般是与非洲及东洋界的热带的爬虫类关系密切。相反，新北界却是许多爬虫动物的家乡，并具有许多脊椎动物特有的科。新北界动物区系是西半球热带科和东半球温带科的复合体，而古北界动物区系则是东半球热带科和西半球温带科的复合体。

在新北界的南面是新热带界，它包括整个南美洲、墨西哥的一部分以及西印度群岛。它通过中美洲地峡与新北界相连接，并被大海所包围。由于1500万年前就与北美大陆接合，所以新热带界的动物区系大大地变化了并大不同于以前。实际上，南美洲哺乳动物中将近半数是北美洲侵入种的后代，如貘和羊驼，相反，在北美洲存活的南美洲哺乳动物却只有犰狳、负鼠和豪猪。在新热带界缺乏的是平原地区发育良好的有蹄动物区系，这些有蹄动物是北美和非洲的特点。但是，新热带界却富有脊椎动物的特有科。包括蝙蝠在内的32个哺乳动物科中，16个限制在新热带界。此外，有5个科的蝙蝠，包括著名的吸血蝠，是特有的。

与新热带界相对应的，在东半球是埃塞俄比亚界，它包括有阿特拉斯山脉以南和撒哈拉沙漠在内的非洲大陆和阿拉伯半岛的南端。它包括中非和东非山地的热带森林、萨王纳（热带稀树草原）、草原和荒漠。在中新世和上新世，非洲、阿拉伯和印度都有湿润的气候，并存在一条连续的陆桥，它使得动物在这些陆地间自由地穿行。这就是埃塞俄

比亚界和东洋界动物区系具有一些相似性的原因。在所有各界中，埃塞俄比亚界具有变化最大的脊椎动物区系，并仅次于新热带界而具有第二多的特有科。

茂密的森林覆盖着东洋界的大面积土地，它包括印度、印度尼西亚、中国南部、马来亚以及马来群岛中的西部岛屿。其北部以喜马拉雅山为界，其它则以印度洋和太平洋为界。在本界西南角，马来群岛在那里向着澳大利亚伸展出去，没有一个肯定的边界，虽然常用Wallace氏线把东洋界和澳洲界分开。这条线在北部从菲律宾和摩鹿加之间通过，然后折向西南从加里曼丹和西里伯斯间穿过，最后在南方从巴厘岛和龙目岛间穿过。第二条线，即Weber氏线，被画在Wallace氏线的东边；它把那些以东洋界动物为主的岛屿和那些澳洲界动物为主的岛屿分开。由于位于这两条线之间的这些岛屿形成了一个东洋界和澳洲界之间的过渡区，有些动物地理学家称这片地区为Wallacea地区。

在东洋界的热带地区特有种类最少，并缺乏广布科的种类。该区富有原始种类，包括两个仅限于该区的科，树鼩（tree shrews）和眼镜猴（tarisiers）。

大概最有趣和最奇怪的地区，并且当然也是脊椎动物最贫乏的地区就是澳洲界。此区包括澳大利亚、塔斯马尼亚、新几内亚以及马来群岛的几个较小的岛屿。新西兰和太平洋岛屿不在其中，因为这些地方被看成是与那些主要的动物区系区分离的海洋岛屿。本区部分位于热带，部分位于南温带，人们注意到它与其它各区缺乏陆地连接；贫乏的淡水鱼类、两栖类和爬虫类；并缺乏有胎盘哺乳动物、以及以有袋目动物占优势。这一地区也包括单孔目，具有两个卵生科，即鸭嘴兽和针鼹。有袋目动物已经变得多样化并且具有与其它区的有胎盘哺乳动物相似的生命进化途径。

生命带

在本世纪初一些生物学家一直试图将植物和动物合并到一个分布系统之中。C. Hart Merriam，美国生物调查局（后来成为渔业和野生动物署）的奠基人，提出了生命带（Life zones）的概念。

这些生命带从东到西横贯大陆。它们之间由生活在那里的动植物所表现出来的差别按照推测是被温度所控制的。Merriam于1894年在12月号的《自然地理》（Natural Geographic）杂志上以题为“陆地植物和动物地理分布的温度控制律”的文章首次公布了他的观点。后来他又在美国农业部简报上以“美国的生命带及谷物带”为题概括并扩展了他的观点。

Marriam将北美大陆分为三个横贯大陆的一级区，即北方界、南方界和热带界。北方界从北极海边向南到南加拿大并沿三个大山脉——阿巴拉契亚山脉、落基山脉和喀斯喀特-内华达山脉扩展。南方界包括美国绝大部分和墨西哥的大部分。热带界紧挨着美国南部边界和包括墨西哥的一些低地和中美洲的绝大部分。在每一个界中，Marriam进一步把它们分为生命带。

北方界被分为三个带。以北极极地植物和极地动物为特性的北极-高山带，位于树线以北，包括北极冻原和伸向南方的山脉上树线以上的部分。赫德森（Hudson）带，即云杉、冷杉和驯鹿的地带，包括北方针叶林和覆盖在绵延到南方的高山上的北方森林。加拿大带包括北方森林的南部和覆盖在扩展到南方山脉的针叶林。

南方界被分为五个带。第一个是过渡带，在东部叫做阿勒金（Alleghen）带，该带伸展穿过美国北部，并向南伸入主要的山脉。此带中针叶林和落叶林混合在一起。上北方带以高度间断的方式从大西洋穿过美国并延伸到太平洋。该带又进一步被分为在潮湿的东部地区的卡罗来纳区和半干旱的美国西北部的上索诺拉，下南方带包括从卡罗来纳和墨西哥沿岸各州到加利福尼亚的美国南部。在半干旱的东南地区是奥特罗里帕尔（Autotripar）区，在干旱的西部是下索诺拉。

生命带曾被广泛地接受过，但今天很少使用了，虽然它们延用到现在并后来进入脊椎动物的文献之中。首先，生命带不是一个能被认为是大陆范围的单位，也不能以一致的动植物区系作为特征。在过渡带中有很大的区别：在具有硬叶阔叶林的东部过渡带、具有美国长叶松的落基山区过渡带和具有红杉的东北部加利福尼亚过渡带。因而过渡带由于其包含了太多的植被类型和具有太多的不同动物而不能使用。由于北极以南的生命带和加拿大生命带间不是连续过渡的，因而东部上下南方带的过渡就与西部完全不同。并且不是生长季和繁殖季的温度影响着植物和动物的分布，而是全年的温度。

尽管有这些问题，还是有一些东西使生命带的术语叫了出来。北极-高山带使人想起树线上寒冷，多大风的高山；一提起索诺拉就意味着被太阳暴晒的荒漠、仙人掌、牧豆属植物、具角的蜥蜴和大陆上的蔓藤植物。

生物省

把北美大陆分为具有生物学意义的地理单位的第三种方法是由Dice在1943年定义并制成图的生物省的方法。它不同于其它的划分方法，在这个方法中一个分布省包括一个包含有与相邻区相区别的生态集群（特别是在种及亚种水平上）的连续地理区域。每一个生物省又进一步被分为生态学上独特的亚单位，区（district）或生物带，这主要是根据纬度，如草原带和森林带。

从根本上说，生物省（province）的概念是企图（根据不同种和亚种的分布中心及分布区）将植物和动物的分布加以分类，尤其是对后者，但是这些区域本身以及它们的亚单位却有很大程度的主观性。其边界多半是与自然地理界限一致的，而不是与植被类型一致；并且这些区域从不以不连续的地理小区形式出现。虽然许多种都可能限制在某一个生物省内，但是另一些种却出现在几个生物省内，这是由于它们的分布更多的是被有无合适的生境所限定，而这些合适生境很少局限在单个的区域内。由于生物省的边界和具有广泛地理分布的动物亚种的区域确是一致，因而这个系统不时地被哺乳动物学家、鸟类学家和爬虫学家在对一个特殊的分类群进行研究时引用。

生物群落（Boime）

当企图把植物分布和动物分布结合到一个系统之中时，所有以上提到的分类单位就不能用了，因为植物和动物的分布并不一致。还有一种方法，最先由V.E.Shelford提出，简单地将植物群系（plant formation）看成生物单位并将动物与植物联系起来。由于动物依赖植物基底，所以这种方法很好使用。这些范围宽广的自然生物单位称为

生物群落(见图18-2和end papers).每一个生物群落都由充分发育或叫做顶极群落的一个有特色的植物与动物的联合(combination)所构成，并且每一个生物群落都以相同的植被生活型，如禾草或针叶树，为其特征，它还包括由另外的生活型占优势的各发展阶段。由于那些在演替序列阶段占优势的种比顶极群落期占优势的种分布更广，因而它们在确定生物群落边界上没有多大价值。

在一个局部地区和一个地区范围内，群落被认为呈一种梯度变化(见第八章)，在



图18-2 北美的生物群落 (John Aldrich的图，蒙美国渔业及野生动物署准许)



图18-3 北美的植被梯度，(a)从东到西，(b)从北到南。东-西梯度从阿巴拉契亚的中生森林穿过中部各州的栎-山核桃林，大果栎和草原的交错带，普列利，矮草草原到荒漠，这个横切面不经过落基山脉。此梯度是降雨量变化的明显结果，北-南梯度反映了温度的变化，此横断面横过冻原，北方针叶林，北方硬木混交林，阿巴拉契亚的混交中生林，佛罗里达的亚热带林及墨西哥的热带林。

此梯度中，种的组合随着各个种对环境梯度的反应而变化。在一个大范围内，人们可以认为陆地，甚至某些水生生态系统是世界范围内群落和环境的梯度变化。这种生态系统的梯度变化称为生态差型(ecoclines)。

如果穿过许多生态系统对植被和伴生动物进行抽样调查(样条)，如沿山坡向上或从北到南纵穿大陆，就会发现，象种沿着群落梯度变化一样，群落也在逐渐变化。如果你打算从阿巴拉契亚山湿润的、种类丰富的森林到荒漠横穿北美中部走一趟，你就会注意到随着气候湿度梯度而变化的生态系统的梯度变化，从一个从阿巴拉契亚的中生森林，通过栎-山核桃林，具有杂草丛生的下层的栎疏林、高草普列利(现在的玉米带)、混合普列利(小麦带)、矮草平原，到荒漠草原和荒漠灌丛的生态系统梯度(见图18-3a)。同样，如果你从南佛罗里达到北极走一个“样条”，你就会穿过一个气候温度梯度，它使得你穿过亚热带森林、温带阔叶林、温带混交林、北方针叶林到冻原(见图18-3b)。

除了植被的逐渐变化以外，还有生态系统其它特征的一些逐渐变化。如当你从极湿润、温暖的地方到干旱、寒冷的地区，生产力、物种多样性以及有机体总量都将减少。生态系统的复杂性和组织程度也相应地下降，同样还表现在植物的大小及植被的层数上。生长型也在改变。热带雨林以高位芽植物和附生植物占优势，而北极冻原则以地面芽植物、隐芽植物及一年生植物占优势(见表7-2)。相似的环境不论出现在地球上的什么地方，都会有相同的生长型，尽管物种差别可以很大。因而不同的大陆往往具有相似外貌的群落。

地球上的不同生物群落，当被排放在年平均温和年平均降雨量的梯度上时，就会形成一个十分明显的图型(见图18-4)。这种图型显然是粗糙的，许多类型彼此互相交叉，各种生长型的适应性在不同的大陆上可能不同。只依赖气候对生物群落的划分并不是可靠

的，土壤和火也可以影响到哪一个生物群落中能占据一片区域。生物群落的结构则受到气候性质较大的影响。不论是海洋性气候还是大陆性气候，例如，相同的降雨量，或生长出灌丛，或生长出草原。

有六种主要的陆地生物群落：森林、草原、有林地(Woodland)、灌丛、半荒漠灌丛及荒漠。这六个生物群落又能进一步根据气候条件和海拔分为生物群落型（由于没有为生物群落型定名，因而各个作者所定名称不同）。例如，草原生物群落能被分为北极冻原、温带草原、热带萨王纳和荒漠草原。森林能被分为许多类型，包括温带落叶林、温带常绿林、泰加林或北方针叶林、热带常绿林和热带雨林。生物群落的概念应用于陆地系统最好，但也应用于淡水生物群落，分为流水和死水两类，以及许多海洋生物群落，包括海岸生物群落，进一步分为岩岸和沙岸两类；浅海或沿岸生物群落；远洋或开阔海洋(open sea)生物群落，深海或海底生物群落，以及珊瑚礁生物群系。

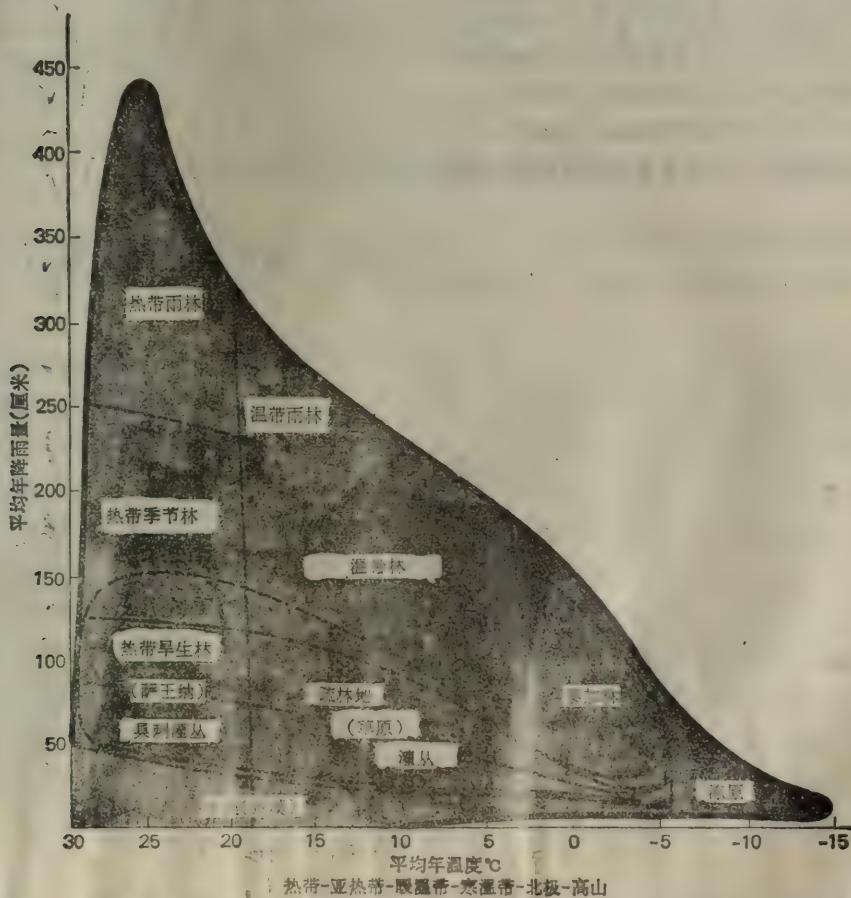


图18-4 与温度及湿度的气候变量相关的世界植物群系分布图。在某些地区，那里气候（海洋性气候与大陆性气候）多变，土壤能够转变疏林地、灌丛和草原间的平衡。虚线围起一个广泛的环境区域，其中或是草原或是其他以木本植物占优势的类型，它们可以在不同的地区形成优势的植被〔引自R.Whittaker, 1970, 群落与生态系统 (Communities and Ecosystems) Macmillan, New York〕

摘要

多年来，已经作了大量工作试图将生物分入富有意义的分布单位之中。这些企图大部分是从动物区系划分出发的，但是有一个考虑了动植物二者。最早将地球划分成分布单位的是分为生物地理的或动物区系的界。在动物区系划分中，首先分成三个区，它们又被进一步分为六个界。每一界都被海洋、山脉或沙漠所分开，它们阻止动物的自由扩散；并且每一界都具有其独特的生物类型。每一界又进一步根据次一级障碍细分，如植被类型以及地形。这些亚单位被认作为生命带、生物省以及生物群落。生命带的概念，局限于北美，将此大陆分为几条宽阔的横贯大陆的带；这些带中的动物植物各不相同，这种不同主要是由温度所决定的。这些生物省相接从而将北美大陆划分为连续的地理单位，这些地理单位各自包含有不同于相邻单位的生态组合（特别是在种和亚种的水平上）。该生物群落系统把世界上的动植物划分成不同的整合单位，这些整合单位各自的特性是由顶极群落的不同的生物类型所决定的，或是由群落与环境处于近似平衡的发展阶段或发展点决定。生物群落的界，或如在欧洲称之为“主要生命带”，与世界上的主要植物群落的界相一致。生物群落通过把植物和动物组合成一个共同生长的整体单位，容许对存在于所有生物之间的紧密关系进行识别。生物群落一直在遭受着人类的极大的干扰。把保存下的每一生物群落的原始顶极群落的标本作为某一固定地区的自然潜力和生长限度的指示物，这就会使人类对自然环境的影响作出估价提供一个参考点。

〔季 英译 孙儒泳校〕

第十九章 土壤中的生命

土壤是所有陆地生态系统的基础（见第六章）。土壤中居住了大量的生物种类和个体，另外，土壤还包藏着另一个世界和它的整个生物链，土壤中的捕食性和被捕食性动物，食草性与食肉性动物以及它们变动着的种群。由于它们数量之多，取食习性和生活方式的不同，所以这些小生物对在它们上面几英寸的世界，具有重要的影响。为着实践上方便，因为它可以从它上面的生物群落区分开来，所以土壤曾被认为是一个生态系统（或生物群落），但实际上并不是这样。它的能源是来自其上面生物群落的尸体和粪便（见图19-1）。这一层次只不过是整个生态系统的一部分（见Castri, 1970; Kuhnelt, 1970; Ghilarov, 1970）。

土壤作为生物的一种环境

对于生物来讲，土壤内与土壤上面是根本不同的环境，然而，生物所必要的条件并非不同。与生活在土壤外的动物一样，土壤动物区系，也需要生存的空间、氧气、食物和水。

土壤作为生命的基地，通常具有几个显着的特征。土壤的化学成分和结构都比较稳定。土壤内的气候变化比土壤表面低得多。土壤空气维持着饱和或接近饱和的湿度，直到土壤的水气降到临界点以下。土壤为生物提供了避免高低两个极端温度以及提供躲避风吹、蒸发、光照和干燥的安全场所，而使土壤动物能够比较容易地适应不利的条件。

另一方面，土壤穿透性低，生物在里面移动受到很大的阻碍。除了像蚯蚓一类能穿穴的动物以外，土壤的孔隙是非常重要的，因为孔隙度决定了生物生存空间的性质、湿度和气孔环境条件。这些条件的变化，建立了各种不同的栖息场所，导致土壤中出现的生物种类的多样性（Birch and Clark, 1953）。土壤中生存的不同生物种类是很多的，实际上每门无脊椎动物都有代表。仅在英国土壤里就有250种原生动物（Sandon, 1927）。在德国土壤内栖息的各类动物（除原生动物外）有68—203种（Frenzell, 1936）。奥地利山毛榉林地土壤里，至少生活着110种甲虫，229种螨类以及46种蜗牛和蛞蝓（Franz, 1950）。E.C. Williams（1941）曾在巴拿马雨林里（除原生动物外）统计有294种土壤动物。

土壤里的枯枝落叶层，只有一部分适合为多数土壤动物的生活空间。枯枝落叶层内的空隙，土壤团聚体之间分隔的洞穴，各个土粒间的孔腔，以及根孔和裂缝，都可能是土壤生物栖息的地方。大部分土壤动物栖息在比它们本身体积大的孔隙或洞穴中。这些动物在不同土壤中的分布，通常在某种程度上决定于土壤结构（Weis-Fogh, 1948），土壤孔隙的平均大小与土壤中栖息的动物区系之间存在着一定的关系（Kuhnelt, 1950）。形体较大的螨类种群，栖息于具有团粒结构的疏松土壤里，体形较小的种群则生息在紧

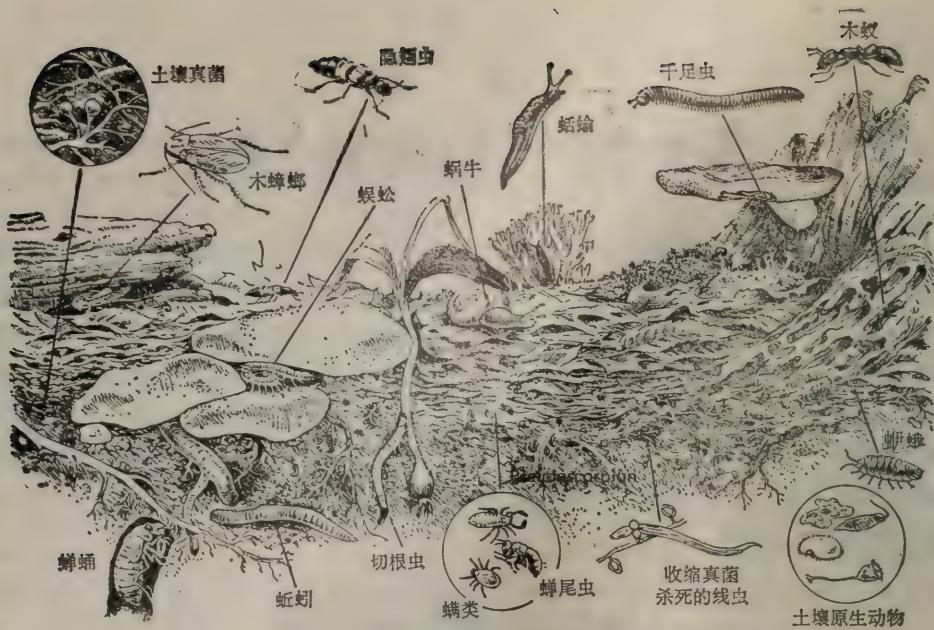


图19-1 土壤中的生物。这个图只能看出极小部分栖息在土壤和枯枝落叶层中的生物体。注意，真菌的子实体，为动物提供了食物

实土壤里。较大的土壤动物类群，居住在限于孔隙度最大的上层土壤里 (Haarqvist, 1960)。

由于大多数的土壤动物只有在水中才能活动，所以土壤孔隙里的水是重要的。土壤水分通常在土粒表面以一层薄膜状态存在。在这层水膜里，在其它物质之间，含有细菌，单细胞藻类、原生动物、轮虫和线虫。这些动物的大多数种类的运动受它们所居住的水膜形状与厚度的影响和限制。线虫能够利用肌肉的运动并能穿过水膜的空隙而使水膜变形，所以在运动中受到的限制比较少。如果水膜干了，这些种类就包裹在孢囊内或者呈休眠状态。另一方面，像千足虫和蜈蚣等对干旱极敏感，它们常钻到土壤深处避免脱水 (Kevan, 1962)。

土壤水分过多，缺乏通气，对许多土壤动物都是不利的。大雨之后，出现的过多水分，对栖息在土壤中的动物往往成为灾难。由于缺乏氧气的水淹没了土壤空隙，产生了对土壤中栖息动物的缺氧地带。如果蚯蚓钻到较深的土壤里还不能逃避这个缺氧地带时，那末蚯蚓就被迫爬上地面；在地表，蚯蚓将因受到过强紫外线辐射而被杀死。在春天，雪虱（一种弹尾虫 (*a collembola*)）来到土壤的表面，以避免从融雪带来的过多土壤水分 (Kuhnelt, 1950)。许多小形的种类以及蜈蚣、千足虫等形体较大种类的幼年阶段，可能由于一层水膜限制了它的活动，甚至不能够战胜表面张力而被禁锢。这些生物的许多种类的成虫具有不透水的角质层（护膜），能使它们渡过暂时的水害。

长时间以来，土壤酸度曾被认为对土壤动物区系有着重要的影响。但是由于pH很容易被测定，在试图测定土壤特性与土壤动物区系之间的关系中，它是被强调得过分了。C. H. Bornebusch (1930) 认为在pH4.5时，对多数蚯蚓是有害的，然而有一些种，如微红色带丝蚓 (*Lumbricus rubellus*) 能完全忍受比较酸的条件。而蚯蚓的每一个种类

都有它的最适pH，其中有一些，例如枝蚓属 (*Dendrobaenus*) 的蚯蚓，是酸性条件中的种类，只要土壤含有充足的水分，多数种类是能够生活在大多数土壤中的 (Petrov, 1946) 在北方阔叶林下，当pH在4.1—5.5之间，蚯蚓的种类和数量都是极为丰富的 (Stegemen, 1960)。螨类和弹尾虫 (*Collembola*) 在很酸的条件下也能够生存 (Murphy, 1953)。

土壤动物区系

生活在土壤中的有机体之间的相互关系是很复杂的；但是在土壤上部的层次中，能量流程所经历的一系列营养水平相似于土面上的生物群落。

土壤中生物群落能量的主要来源，是地表上死亡的植物、动物遗体和粪便。这些物质将由微生物——细菌、真菌、原生动物分解。在这基础上，有一层食植物的消费者，如寄生性的线虫和食根性的昆虫，它们都是从活体植物同化产物中获得营养；蚯蚓则是从新鲜的落叶中获得养料；而某些原生动物，非寄生线虫选择地以微生物为食物。此外，包括大多数蚯蚓、盆蚯蚓 (pot worms)、千足虫以及小的土壤节肢动物，它们摄进大量的有机质，但只利用其中一小部分，主要的有细菌、真菌、某些原生动物以及包藏在这些有机物中的小无脊椎动物。下一个营养级是食肉性动物——涡虫类 (*turbellaria*)，它们以线虫、盆蚯蚓、食肉性线虫、蚂蚁、昆虫、以及蜘蛛等为食。这样，土壤生物群落活动的能源，是由地面上未收获的有机物质来提供的。

在较大的土壤动物区系中，最显著的动物是寡毛类环虫 (*oligochalten*)，包括两个普遍的科，正蚓科和线蚓科。后者体形比较小，如果湿度是相当稳定的话，那么近地表3英寸的土壤里将充满着这些灰白色的线蚓。它们比正蚓科的蚯蚓能够在变化较大的环境中生活，但是它们的数量，有剧烈的波动，冬天最高，夏天最低。这些线蚓不是广泛的穿穴者，但是比正蚓科的蚯蚓能将土壤和腐殖质分解得更细。关于它们取食的生物学研究，除了它们食取有机物质的碎片，从中消化细菌、原虫和其它的微生物以外，其余知道得很少 (Nielsen, 1961)。

蚯蚓对土壤的物理结构有相当大的影响，这个影响部分地取决于土壤中栖息的蚯蚓种类，这些种类的相对比例以及它们的数量。某些种类，如地带丝蚓 (*Lumbricus terrestris*) 和长异唇蚓 (*Allolobophora longa*)，它们钻到土壤深处，甚至向下到达C层 (母质层)，形成了明通道系统，深达3—6英尺。另外，像红爱胜蚓 (*Eisenia rosea*) 和黄绿异唇蚓 (*A. chlorotica*)，进入土壤比较浅，大都限于6英寸左右的表层土中。这些浅层的蚯蚓没有开发好的洞穴系统，也只产生少量蚯蚓粪堆。只有在不利的条件下，如遇到干旱，它们才掘洞到土壤的深处。

蚯蚓在土壤中的主要活动是打洞，摄食并部分地弄碎有机物质，随后在土壤的表面和亚表层排出粪土。蚯蚓在打洞过程中，被吞进的土壤混和肠内的分泌液，在土壤的表面及其附近，成团聚的粪土排出；或以一种半流体排在沿着洞穴的土壤内部空隙。蚯蚓把有机物质拖入它们的洞穴，食取其一部分，然后在肠道内，部分或全部地消化。经过蚯蚓消化道而排泄的粪土比之未被取食过的土壤，含有比例较大直径小于0.002英寸的细土粒，以及含量较高的全氮、有机碳、代换性钙、镁和有效磷，并有较高的pH值。

蚯蚓向土表排粪和打洞活动翻动了土壤。亚表层的土壤被带到上表面，有机质被拖进和混和在底土中，使之结合成土壤团聚体。这些团聚体能使粘重的土壤结构疏松，并与砂质土壤的颗粒结聚起来。

经过蚯蚓加工过的土壤数量是惊人的。Evans(1948)报道，在英国土地上，每年形成的蚯蚓粪重量每英亩有1—5吨。这种变化是由存在的几种蚯蚓中的两个种，即异唇蚓和长异唇蚓的数量比率不同而引起的。他估计每年每英亩有4—36吨的土壤通过蚯蚓的消化道。

蚯蚓对某些植物的叶子特别喜爱。夜行的种类，地带丝蚓以阔叶树的落叶为食，而不愿意吃松树的或组织柔软的叶子。Johnston(1936)在一次试验中，发现这些蚯蚓迅速地接受大齿白杨、白槐和椴树的叶子；不大爱好或消耗很少糖槭和红槭的叶子；红栎的叶子则不吃。Lindquist(1942)在欧洲进行的调查指出，蚯蚓喜爱吃榆树、白杨和桦木的落叶，只消耗少量的栎属和山毛榉属植物叶子，而不接触松属和云杉属的针叶。

千足虫也许是第二等重要吃落叶的类群。千足虫和它们体形近似的伙伴蜈蚣，是森林地面最重要的动物。千足虫栖息在林地的三个场所：地面和植物的地上部分；枯枝落叶层和表土层；树皮和石块的下面以及腐烂的树段或树桩里面。最普通的三个种类是椭圆形的小球千足虫——球马陆(Glomerids)，具侧向扁平张开的扁平背的山蛩虫(Polydesmids)和大体型的类马陆(Iuloids)。前两者不适宜打潜穴，当有涝灾和旱灾时，它们必须在土壤表面找到隐蔽的场所。然而，类马陆在土壤里却有较大面积的潜穴。千足虫是特别喜欢食取已被真菌分解过的叶子；由于千足虫缺乏分解植物纤维素的酶，所以它常以含有真菌的枯枝落叶为生。不同种类的千足虫食取落叶的数量取决于树木的种类(van der Drift, 1951)。马陆(Iulus)要消耗比较多的红栎落叶，而Cylindriulus则消耗较多的松树针叶。

千足虫对土壤发育和土壤生态系统的主要贡献是机械地破碎枯枝落叶，使之容易受到微生物尤其是腐生的真菌的侵袭。

以落叶为食物的重要动物，还有蜗牛和蛞蝓，它们在土壤无脊椎动物中，具有广泛酶类，赖以水解纤维素和其它植物的多糖类，甚至木质素(Nielsen, 1962)。在澳大利亚的雨林里，端足目(amphipods)是动物区系中显著的一个部分，它对落叶的分解起着重要的作用(Birch和Clark, 1953)。

白蚁是重要的等翅目(Isoptera)的，白色、无翅的社会性昆虫。白蚁同某些双翅目和甲虫的幼虫一起，是唯一能够分解木材纤维素的较大型土壤栖居者。它们完成这个任务是靠生活在白蚁消化道中的共生原生动物的帮助。白蚁的口器构造适宜于啮食木材，原生动物产生的酶，有效地消化纤维素，使之成为白蚁所能利用的单糖。这两种生物结合在一起，执行着极好的功能。没有原生动物，白蚁将不能生存；没有白蚁，原生动物将接触不到木材。

在木材分解中，且不论白蚁的任务是什么，在温带土壤里，它们都不起主要的作用；然而在热带，白蚁在土壤动物区系中却占着优势。在这个地区，它们能迅速从土壤上面除去木材和含有纤维素的其它物质：如树枝、树叶、干草以及木料等。此外，白蚁是重要的土壤搅拌者，白蚁在建造它们的巨大而复杂蚁巢中，搬动了大量土壤，每英亩

面积上的移动量也许有5000吨之多。在半荒漠地区，白蚁建造的地下蚁巢的出口处和廊道，将接收不常有的雨水，透入深处而进入底土，使之不从土壤表面流散(Kevan, 1962)。

在所有的土壤动物中，分布最广，种类最多的是螨类(*Acaria*)和弹尾虫(*Collembola*)，这两类土壤动物，在有植物生长的几乎每一个地方(从热带雨林到冻土地带)都有出现。它们腹背扁平，能够摇动、挤压，甚至开道穿行于土壤的很小孔穴中，它们以真菌为食料或者在有机物堆的暗处裂缝和孔洞里寻找食物。

在这两类中，种类和数目最多的是螨类，微小的八足节肢动物，长为0.1—2.0毫米。在土壤和腐败的枯枝落叶中，最普通的螨类是甲螨(*Orbatei*)。例如，在美国田纳西州的松树林下的落叶层中，甲螨占螨类总数的73% (Crossley和Bohsack 1960)。这些螨类大多数以侵袭死亡植物的真菌菌丝体以及由这些微生物区系分解出来的糖类为食料。在常绿针叶林下，这些节肢动物是追随这些微生物区系的。

弹尾目，在所有昆虫中，分布最普遍。典型的弹尾虫，颜色鲜明或全白色。它们的尾部有一个特殊的跳跃器官，能使弹尾虫跳跃很长距离。因此，它们赢得了通俗的名称——弹尾虫。弹尾虫很小，长0.3—1毫米，它们有两群：一群是圆形弹尾虫(*Sympypleona*)，另一种是长形弹尾虫(*Arthropleona*)。两群都没有专一化的食物习性，它们消耗正在分解中的植物，大部分是这些物质所含有的真菌菌丝。

小的节肢动物是蜘蛛、甲虫[尤其是隐翅虫科(*Staphylinidae*)]、伪蝎目(*pseudoscorpions*)、螨类和蜈蚣等的主要被捕食动物。蜈蚣是主要的无脊椎食肉动物。有两个最普通的类群是非穴居而善于奔跑的石蜈蚣目(*Lithobiomorphs*)和地蜈蚣目(*Geophilomorphs*)的动物，它们能在土壤里像蚯蚓一样穿穴。食肉的中气门亚目螨类(*Mesostigmata mites*)捕食食草的螨类、线虫、线蚯蚓(*enchytraeid worms*)、小昆虫的幼虫以及其他微小的土壤动物。

大多数的土壤微生物，原生动物和轮虫、粘细菌及线虫吞食细菌和藻类。无论什么地方，线虫是普遍存在的，有一层水膜对于它们的运动很是必要的。土壤和淡水线虫形成一个生态群，其中有许多种类是共同的。但是在土壤中存在的数量比在淡水中多得多，每平方米的密度可达2000万个。它们在根系附近两英寸的表层土壤中最为丰富。在那里，它们吃植物汁、土壤藻类和细菌。只有少数几种是肉食性的。

在林地和草地土壤的有机质层里，尤其是苔藓覆盖的那些地方，还发现另一种淡水栖息者——轮虫。它们的食物大部分是腐败物质和藻类。缓步类熊虫或水熊，也是苔藓植物中的居住者，在这里它们找到干湿交替的环境，这对于它们的生存是必要的。

这些食细菌和藻类的动物，也被各种食肉的真菌所消耗。其中有三群：藻状菌纲的一个目，即捕虫霉目(*Zoopagales*)大多数主要捕食原生动物，虽然有少数几种是捕食线虫的；寄生于动物体内的丝孢纲(*endozoic Hyphomycetes*)；引诱丝孢纲(*ensnaring Hyphomycetes*)。它们都是捕获和消化线虫、甲壳虫、轮虫以及相当数量的原生动物(Maio, 1958; Doddington, in Kevan, 1955)。捕虫霉目具有粘性的菌丝体，能像粘蝇纸一样捕捉食物。寄生于动物体内的丝孢菌纲释放的孢子，能粘着在线虫的表皮上。萌发成芽管，穿进线虫体内，发育成为内菌丝。

在土壤里，最值得注意的真菌是捕捉线虫的丝孢菌纲，它们具有能捕捉线虫的形态学上适应性。最普通的捕捉方式之一，是用网状结构非常粘性的圈环，线虫一经接触粘

性圈环就被套住。线虫经过一阵挣扎后死亡，菌丝体的细长分枝侵入线虫体发育而充满体内，并消化和吸收它的内含物质，直到仅留一层外皮被遗弃为止。另一种丝孢菌纲类，具有粘质的球状突出物可以粘住线虫。但是，最不寻常地是称为兔子陷阱（Rabbit-snare）捕捉器，这种捕捉器有两种形式，收缩紧的和不收缩紧的。这两种都有环形的菌丝，由短枝连接在主菌丝上。每一捕捉环由三个弯曲形细胞组成，环的内径大小刚刚允许线虫试图通过，当线虫穿进后就不能回缩。在收缩型的捕捉环受到线虫体穿进时的摩擦，网状细胞得到刺激而膨胀到约为它们原体积的3倍，将线虫夹住并使它窒息致死。这种反应是很迅速的，在十分之一秒的时间内细胞的完全膨胀就完成了。

另一类动物，虽然它们的食物主要在地面上，对枯枝落叶的腐败所起的作用很小，但却是重要的土壤混和者。在这方面，蚂蚁是特别重要的。因为它们分布广泛，是新地点的开拓者，携带了大量下层土壤至地面。蚂蚁筑的窝丘，星罗棋布地分布于大面积的北美平原上。在一个地区，蚂蚁用以建筑它们的窝丘而搬动的土壤估计每英亩3400吨（Thorpe, 1949）。

草原犬鼠从地下抬升的泥土积放在地面。经风化作用崩散而与土面有机质相混合。犬鼠也携带表土向下堵塞过道，并在粘土上增加了表层的土壤细粒部分。在这些地区，人们认为草原犬鼠和獾在转化粘壤土为壤土方面，起了很好的作用（Thorpe, 1949）。草原犬鼠移动的土壤总量是很大的。在科罗拉多州北部，犬鼠筑起土堆的泥土平均体积是3立方英尺。若洞穴的密度为每英亩25个，这些土堆上的土壤重量将在3吨以上（Koford, 1958）。在俄克拉何马州中部，共有25个洞口的12个土堆的总体积与599英尺的隧道共计移土95立方英尺，或约计4吨的泥土从25个洞口移出（Wilcomb, 1954）。鼹鼠也能搬动大量泥土，不过数量没有计算过。它们所产生的各种影响，包括改善自然排水、土壤通气以及将表层的植物和枯枝落叶埋进它们土堆下而增加的有机物质的含量。

土壤动物的多度与分布

如果说种类的多样性是土壤动物区系的特征之一的话，那末它们的巨大的数量则是另一特征。1905年，意大利昆虫学家Antonio Berlese，发明了漏斗提取法，使土壤动物区系的定量研究有了可能。后来，其它研究者改进了这个方法（见Kevan, 1955, 1962）。在丹麦，Bornebusch对山毛榉属的生腐殖质和熟腐殖质里的动物区系作了早期的计算，Ulrich (1933) 在德国也曾同样做过这个工作。由于它们的试样太大和提取方法不完善，而使他们对动物的数量估计过低（Van der Drift, 1951）。Bornbusch计算，从1英亩山毛榉熟腐殖质里得到的最大数字是7900万个，而Forsslund (1947) 计算，每英亩得到441000万个。事实上，Forsslund从瑞典的森林里直接检查了少量样品，得到的节肢动物数量每平方米相当于230万个。

由于取样的深度和大小的变化以及提取效率的不同，所以准确地比较是不太可能的；但是所得的数据还是可以简要地说明一些数量问题。在丹麦，Overgaard (1949) 对31个地点进行研究，他发现每英亩线虫的变化从 708×10^6 — 81×10^6 个。Evan (1948) 估计Rothamst的一个300年的老牧草地，蚯蚓的数量每英亩为167000个，而

Bornebusch在山毛榉林地的熟腐殖质中获得的蚯蚓数量每英亩有1450万条。螨类和弹尾目是土壤里的主要节肢动物并且占土壤动物总数的85% (Salt等, 1948)。在田纳西州的一个松林里, 螨类在数量上占所有动物的83%, 这里土壤动物的数量估计每平方米为102000个。原生动物出现的数量极大。鞭毛虫是最普通的, 每克土壤中含有10—100万个; 变形虫在每克土中有5—50万, 而纤毛虫则在1000以上 (Waksman, 1952)。这些有机体的大多数也栖息在淡水中。

土壤动物的种群数量, 在生腐殖质里比在熟腐殖质里多, 主要由于螨类和弹尾虫在生腐殖质中占了优势。在丹麦, 土壤动物的数量从栎属林地到山毛榉属再到云杉属林地土壤是依次增加的 (Bornebuseh, 1930; Stevanovic, 1956), 然而在生物量方面, 熟腐殖质却供养了最大的数量。Bornebusch发现在阔叶林的熟腐殖质中, 土壤动物区系中的50—80%是蚯蚓。然而, 他在丹麦的10个森林地上, 发现了生物量有极大的变化。云杉林下的生腐殖质每平方米的生物量只有0.9克, 而在丰富的熟腐殖质中每平方米的生物量有200克或者每英亩1590磅。这与丹麦的头等牧场载养的牲畜重量相等。Evans和Guild (1948) 在英国的一个300年老牧场土壤中, 得到一个比较少的生物量, 每平方米只有163克。

土壤动物区系, 由于数量集中在上层土壤, 所以出现了明显分布带。在草地, 由于腐殖质的分布比较均匀, 动物区系在土壤表层和深层之间看不出明显的界限。Eaton和Chandler (1942) 发现绝大多数节肢动物, 常常在含有破碎和分解过程中的枯枝落叶的土样中出现。扩大到腐殖质层的上部仍有较大的数量, 但随着深度增加, 它们逐渐减少。在以石南属植物覆盖下, 天然荒地所代表的生腐殖质中, 96%的数量集中在表层2.25英寸范围内, 其余的4%分散在各个深度的土壤剖面上。在草地, 有67%的螨类和弹尾虫栖息在0—6英寸表土中, 余下的33%栖息在6—12英寸土层内 (Murphy, 1953)。由于大多数的甲螨类 (Oribatei) 以落叶层中的真菌为食料, 所以它们大多都分布在“O”层。螨类中的较大种类以生长在新的落叶里的霉菌和藻类为食料, 因此, 它们最适合在“O₁”层。土壤中栖息的动物形体的大小与土壤的结构之间, 似乎有一定的关系。大体形的种类被限制在土层的上面, 而体形较小扁平的种类, 大多数分布在较深土层里。微小的节肢动物的垂直分布, 主要是由水分含量、食物、土壤间隙的大小以及落叶层的透光度等因素决定的 (Kevan, 1962)。

在数量上, 土壤动物区系有明显的而且经常是剧烈变动的。这些变动包括季节的和每日的变动, 主要反映了温度和湿度的变化。最大的变动出现在土壤的表面; 土壤动物区系随着土壤深度增加而减少。弹尾虫每天的垂直迁移, 主要受太阳辐射和夜间露水积留量所左右 (Jacot, 1940)。这些弹尾虫和其它微小的节肢动物的向下移动受到土壤矿物层的阻挡 (Haarlov, 1960)。有一些土壤无脊椎动物在秋冬季节移到土壤深处, 而在春季又从下层回到土壤的表面 (Dowdy, 1944)。这种迁移常与温度变化相一致。在干旱期间, 某些种类 (如蚯蚓) 就从土壤上层退回下面或者像线虫一样进入休眠状态, 当条件变得有利时, 就再活动; 其它种类, 如弹尾虫可能死掉。还有一些种类, 如甲螨似乎能适应极端的环境条件。

土壤动物群体与覆盖植物类型的关系

土壤表面上动物的分布，是受覆盖植物类型的影响，而某些动物是植物类型的特征动物。在土壤表层的下面，也有许多相同的情况。此外，植被群落物种组成的年龄，土壤的基本状态和排水情况，都影响土壤动物区系的组成。在混合的植物群落下，动物的种类和数量都比松或云杉群落丰富 (Pschorr-Walcher, 1952)。积聚的松柏科植物针叶层可能提供适宜的环境条件，而阔叶林的落叶却供给充足的可口的食物来源，能维持土壤螨类的数量在较高的水平上 (Murphy, 1952)。混交植物群落的效应，也扩大到混交针叶林群落，白松-铁杉林比单纯的白松或红松林下供养了更多不同的土壤动物区系 (Bellinger, 1954)。铁杉林下落叶层里的动物区系似乎比白松林下的动物区系贫乏 (Hope, 1943)。事实是白松林落叶层中的含钙量有 1—2%，像在混合的阔叶树和针叶树的林下的落叶层一样，肯定地影响动物区系的增长。

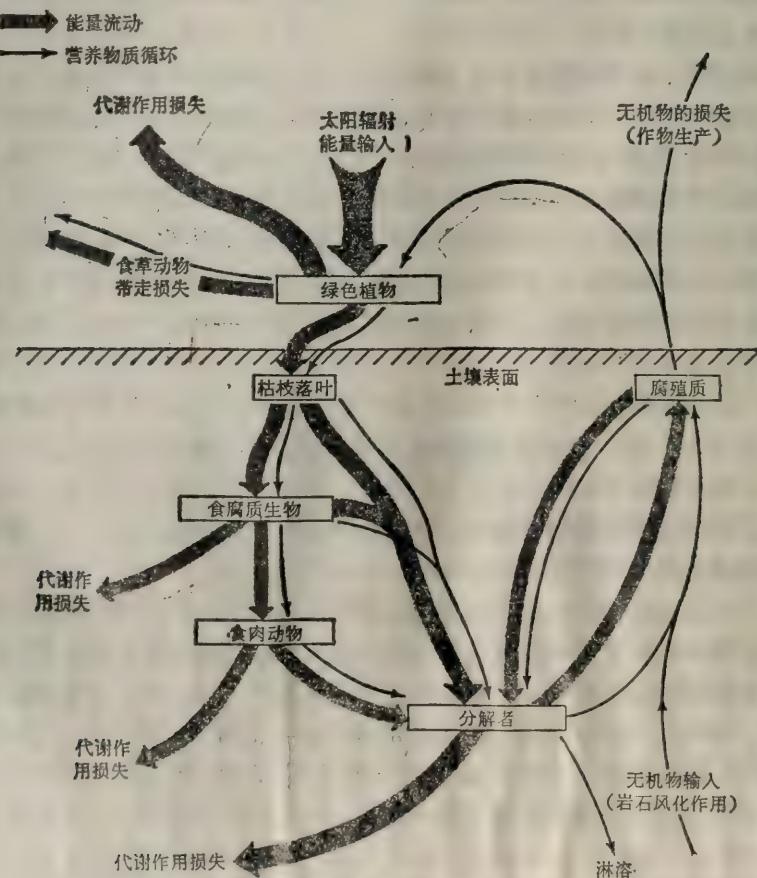


图19-2 土壤生态系统中的能量流动和营养物质循环。

注意：土壤生态系统（假如这样的名称是合适的）是异养型的，其中食物链依赖于土壤上面的自养型生物群落。这个图解强调土壤作为分解和交换营养物质的地点（本图采用Wallwork的 *The Ecology of Soil Animals*, McGraw-Hill, 1973）

土壤动物的功能

土壤生物群落大部分是异养型的，能量来源依赖于其上面绿色植物所固定的物质（见图19-2）。能量的80—90%被束住在枯枝落叶层中，并对土壤生物群落是有效的，为微生物分解者所获取，其中真菌是最重要的，具有分解功能的类群，其余10—20%的能量被分配在数量众多的各个不同种类的土壤动物中。能量怎么分配不是很清楚的，也可能长时间不知道，这是由于研究土壤动物区系的复杂性。要发现能量流动是如何分配的，需要知道各类生物的密度、生物量和这两方面的波动起伏，以及每一类群的摄食量、同化率和呼吸率。Engelmann

(1961) 在一个老熟田间的生物群落里，调查了土壤节肢动物的功能，特别是食草性小盾顶甲螨 (orbatid mites)。根据汇集到的关于生物量、呼吸量和热量流向等资料，他估计了在一个平方米面积，深12.5厘米的土壤中的螨类一年内要消耗掉10,248卡食物，同化了2085卡，即被摄取食物的20%（见图19-3）。呼吸作用消耗了同化能量的96%。只留很小部分于产生新的物质。假如种群是在一个稳定的状态，Engelmann 认为螨类生物量是每年更替的。

小盾顶甲螨的主要作用是控制腐败枯死落叶的真菌和细菌的数量。

食肉性土壤动物是以食草性生物为食物的。从食草动物到食肉动物的能量流动比从食腐质生物到食草生物知道的要少。Engelmann 曾试图予以估计。他把他的分析限制在几组食草动物与两群食肉的螨类和铗尾科 (Japygids)（它们可能是杂食性或肉食性的动物）。应用各群食草的和食肉的动物的呼吸率资料，Engelmann 估计了从食草的到食肉的动物能量流动的生态效率范围在8—30%之间。

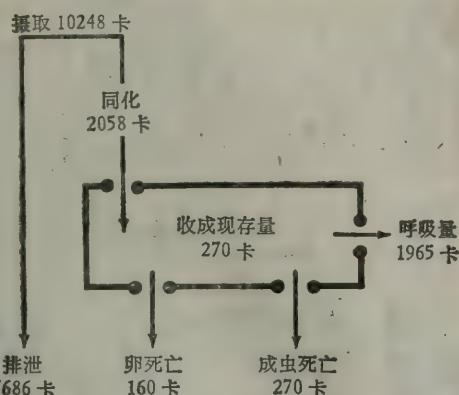


图19-3 密执安州的老牧场草地每平方米内一种
螨种群的能量年预算（引自Engelmann, 1961）

摘要

所有陆地生态系统与异养性的土壤群落是互相维持的。土壤中存在的生物，像其他所有的动、植物种群一样，与它们的环境相适应。土壤生物分布数量和组成，取决于土壤的性质，土壤的营养状态；土壤上所存在的植被，及其产生的落叶种类；植物转化钙与其他营养物质到土壤中的能力。接着，土壤动物在影响土壤上部层次的进一步发育上一直起作用。植物落叶的直接分解作用是由微生物区系细菌和真菌来完成的。土壤无脊椎动物区系，通过机械地损坏植物落叶；暴露新的面积供真菌入侵；通过其排泄物传播其孢子；以及增加为细菌和真菌侵袭所暴露的表面积，从而使得有机物质对于微生物区系更容易有效。同时，土壤动物区系也消耗大量的真菌，并抑制真菌和细菌的种群。而食肉性种类又影响食枯枝落叶和分解者生物的数量。这就是地表面以下世界的生物链。

〔陈培林译 孙儒泳校〕

第二十章 草 地

当探险家们第一次穿过北美大草原探索的时候，他们亲眼看见以前从未看见过的地方。在整个西欧他们什么地方都不曾看见过任何与它相似的草地。当时缺少任何其它的名字称呼它们，探险家们根据法国“草地”的意思，把这些草地称为普列利 (prairie)。



图20-1 在高草和混合普列利那边现在大量的耕种着，在矮草平原上野牛草和兰格兰马草占优势

的降雨量对于维持大量的森林生长是不足的，而这样的降雨量对于助长荒漠的发展又太大。然而草地并不只是气候形成的，因为大多数草地为了维持和更新以及消除侵入灌木的生长，需要周期性的火烧。

北美普列利和平原是占据中部大陆的顶极草地（参看图20-1）。它是世界上的几个大草地，其中包括苏联的草原 (steppe)，南非洲的热带稀树草地 (veld) 和南美的潘帕斯 (pampas) 之一。实际上曾经有一个时期，草地大约覆盖着世界陆地表面的百分之四十二以上，可是，今天大部分草地成了耕种之地。所有的草地均以高蒸发量和周期性的强烈干旱为共同的气候特征，以及起伏到平坦的地形和生存的动物以草食和穴居的种类占优势。当每年降雨量在10—30英寸之间时普列利就大量发生，但是这样

草 地 的 特 征

形成割草地 (hayland)、放牧地和普列利的草类，不是草皮型 (sod formers) 就是丛生禾草型。因为这个名词包含着这样的意思，前者在地面上发展成紧密的禾草毡 (mat)，后者生长成草丛状（参看图20-2）。草丛之间的空地通常都被其它植物，通常是杂草所占据。鸭茅、帚苔、沙生冰草和小须芒草是典型的丛生禾草。草丛全部嫩茎是以直立生长方式形成的，然而牧草在基部以分蘖的方式向外蔓延。草皮型牧草包括像草地早熟禾、伏生偃麦草和蓝茎冰草这样的种，它们均依靠地下茎的方式繁殖与蔓延。有些牧草可以是草皮型，也可以是丛生禾草型，取决于局部环境。大须芒草在肥沃和湿润的土壤上将发育成草皮型，而在干旱的土壤上则形成丛生禾草型。

与禾草组合在一起的是各种各样的豆科植物和杂类草。栽培割草地和放牧地通常由

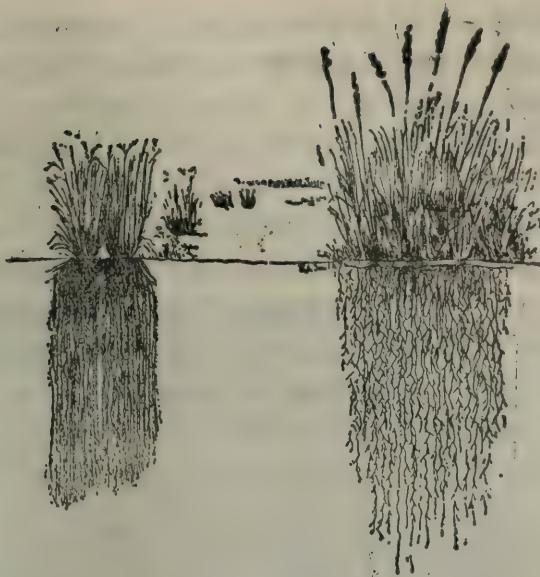


图20-2 草皮草——冰草（右）和丛生禾草——小须芒草（左）的生长型。而且还表示出根在土壤中的深度和分布（最大深度达7英尺）

禾草以及像紫花苜蓿和红三叶这样的豆科植物混种。和上述这些植物一起能够生长的有害植物，如芥菜、蒲公英和雏菊。演替系列（seral）草地经常由天然牧草混合组成，像梯牧草和早熟禾以及各种草本植物，包括委陵菜、野草梅、雏菊、悬钩子和一枝黄花。在普列利上豆科植物和杂类草，特别菊科植物是顶极草地的重要组成成分（Weaver, 1954）。从春到秋草地季相的变化，是由白头翁和毛茛到一枝黄花。

草 地 的 类 型

人 工 草 地

典型的森林地带的草地，不是人工草地（tame grasslands）就是演替系列草地。在高度发达的农业区，如北美的东部和中部以及大布列颠，尽管这里仍然有一些天然类型存在，但是人工草地或栽培草地在这些类型中具有很大的代表性。人们通过疏林发展的人工草地是家畜饲草的主要来源。在一些农业地区，尤其是在新英格兰和密执安湖，种植草地的地方被放弃之后使其可以恢复到森林。在其它的地区，特别是在大布列颠，一些草地已经存在了几个世纪以上，变成一种顶极植被，保持了它们自己独特的植被（参看Duffey等，1974）。

人工草地可以分为永久草地，临时或轮作草地，永久草地的牧草超过7年以后，便可经营为割草地或放牧地；临时草地或轮作草地，为了生产农作物草地每隔3到5年翻耕一次；而粗放的、边远的、未经改良的半野生草地，主要作为放牧地来利用。许多演替系列草地或演替的草地适合于后面的种类。

生态上永久性割草地和放牧地不同于轮作人工割草地（hayfield）。永久性割草地

在大布列颠比在北美更普通，永久性割草地是由适应于被割草和放牧而周期性落叶的种类组成。它们主要是地面芽植物，在旺盛季节的初期表现了它们的最大叶面积。种类的多样性和这类草地对野生动物的价值，很大地依赖于经营的方向。过度放牧地的种类比放牧受限制的轮牧地要贫乏，在轮牧的牧场允许另外的放牧区得到恢复。施肥通过有利于更大竞争能力的牧草和减少杂草的百分比来减少草地种类的多样性。

轮牧草地或暂时性的人工割草地中占优势的栽培种有二或三个种，其中通常是禾本科牧草两种和豆科牧草一种。这种人工割草地比永久性草地和演替系列草地生长的稠密和繁茂。经营管理包括为了在轮种地上种植其它作物而定期的间歇施肥、收割和翻耕。这样的人工割草地能够为草地野生动物提供良好的生长环境，但是早期收割破坏了营巢季节初期和高潮期的覆盖物，并把地表暴露于晚春和初夏的强烈太阳辐射下。草地每3至5年周期性的毁坏对于野生动物问题不大，假如人工割草地建立在田地附近，最初的人工割草地就变成了农田。动物简单地从翻耕地移动到新的人工割草地。

高 草 普 列 利

高草普列利 (tall-grass prairie) 占据着或更确切一点说是过去占据着与落叶林邻接的北部和南部的狭窄地带。实际上高草普列利是在能够保持有森林地区的范围内很好的发展。柞树-山核桃林沿着小溪和河流延伸进入到草地，生长在排水良好的土壤、沙质地区和丘陵上。在退化的普列利上，印第安人经常在秋季采用烧荒刺激牧草生长的旺盛和淘汰侵入的森林。当侵入种被火烧淘汰的时候，栎树侵入并已超过了草地 (Curtis, 1959)。

大冰草是湿润土壤并且占据河流和小溪流域以及丘陵低坡的优势牧草。大冰草营养枝的高度为2—3英尺，生殖枝的高度为3—12英尺，像这样的高度家畜可隐藏在牧草之中。草皮型大冰草多半仅占据土壤表面的17%；然而营养枝已经是非常粗并且如此广阔地伸展，以至少数植物能够在草丛下生长。与冰草组合在一起的是一些杂草，如一枝黄花属、指向植物、蛇根草和猪殃殃等。虽然牧草占了生物量的优势，但在数量上并不是优先的。在威斯康星 (Curtis, 1959) 研究残遗的普列利表明，豆科植物占全部种类组成的7.4%，禾本科占10.2%，菊科占26.1%。固氮百分比高的豆科植物，占据着每年生产干物质1022克/米²的一部分。

在高草地区的干旱高地，曾经由丛生禾草型的针茅属、侧穗格兰马草和普列利鼠尾粟属占优势。干旱普列利中包括很多与其它禾草不同的种类，这些种比禾草喜欢低地。在威斯康星菊科占所有种类的27.5%，块根马利筋和豆科占4.6%，禾本科占13.7% (Curtis, 1959)。建议干旱的普列利叫做“雏菊地” (daisyland) 可能更合适。

高草普列利以及其它类型像森林一样，是一个连续变化的系列，从那些最适宜于湿地环境的、贫瘠缺氧的土壤，如沼泽化草地，以大冰草为代表，在非常肥沃的中等土壤上是很繁茂的，到像蓝格兰马草一样许多丰富多彩的杂类草，在干旱的环境中占优势。有趣的是禾本科或杂类草中的一些不重要的属，在连续统一体的全部系列中都是最适应的，所有这些种类中也没有在这个梯度上的任何特定点上是最适应的。

混合普列利

高草普列利的西部是混合普列利 (mixed prairie) (参看图20-3)，在混合普列利上中草分布在低地，矮草分布在高地。北方的大平原属典型的混合普列利，包括大部分针茅状格兰马草群落和在逐渐起伏中等基质土壤上占优势的针茅状冰草 (Coupland, 1950)。因为混合普列利的降水量具很大的年变化极端情况，所以它的季相每年变化很



图20-3 通过一块割草地的剖面显示出草地的几个层次。注意高草（梯牧草）和下面密集的豆科草（三叶草和苜蓿）以及禾草的叶片

大。在湿润的年代中草是繁茂的，当在干旱的年代矮草和杂类草占优势。这里的牧草是大型丛生禾草和早春植物的一些种，它们4月初开始生长，6月开花，在7月末和8月成熟。

矮草平原

混合普列利的南部和西部并且坡度逐渐下降进入荒漠便是矮草平原 (short-grass plains)，这个地区对于大多数中草则太干旱。矮草平原反映降雨量轻微和稀少 (在西部为10—17英寸，在东部为20英寸)、湿度低、风大和蒸发快的气候。浅根系的矮草，利用上层土壤贮存的水分，穿过上层的土壤便是一个永久的干燥层，根系不能穿透该干燥层。草皮型的格兰马草 (*Bouteloua gracilis*) 和野牛草 (*Buchloe dactyloides*) 是矮草平原中的优势种，像西部的冰草 (*Agropyron* spp.) 中的一些种、垂穗格兰马草 (*B. curtipendula*) 和小须芒草 (*Andropogon scoparius*) 这一类中生草为伴生种。在潮湿的中心部土地上小柳枝稷 (*Panicum virgatum*)、加拿大披碱草 (*Elymus canadensis*) 和西部的冰草代替了格兰马草和野牛草。因为草皮紧密，在平原上生长的杂类草很少，但是在它们之中突出的是紫色羽扁豆 (*Lupinus* spp.) 中的一些种

类。

恰恰像高草普列利被开荒所破坏一样，大多数矮草平原区由于过度放牧和为了种植小麦而被破坏，它们由于可利用的水分低，这些田地不能维持小麦的生长。干旱、又因缺少紧密草皮的覆盖并且被风吹动，大多数南方的矮草平原进入风沙侵蚀区；从这种情况恢复到原状需要多年。

荒 漠 草 地

从得克萨斯东南到南部的亚利桑那和墨西哥南部分布着荒漠草地 (desert grasslands)，在那里除了三芒草代替了野牛草以外，与矮草平原有很多相似之处 (Humphrey, 1958)。基本上由丛生禾草组成，荒漠草地和其它植被类型如栎树萨王纳和牧豆属植物一起有着广泛的分布。这里的气候炎热而干旱。降雨仅仅在两个季节期间，即夏季的（7月和8月）和冬季的（12月至2月），在这里总降雨量的变化从西部的12—16英寸到东部的20英寸；但是蒸发是快的，每年可达80英寸。使植被大量的增加是在8月植被中的一年生植物生长的时候。一年生禾草发芽和生长仅仅在夏季的雨季期间，一年生杂类草发芽和生长的时期，主要在凉爽的冬季和春季的几个月份。

像高草普列利分布在草地的东部边缘一样，荒漠草地分布在西部边缘，因为在这里周期性的烧荒，牧豆属植物、仙人掌和低矮树木在那里被消除和淘汰。如果没有烧荒，很久以前就被白人发现的荒漠草地，就会成为一块带有下层牧草和小灌木的矮树林。

从中部大陆草地被落基山隔离开的是加利福尼亚普列利，针茅和兰草是加利福尼亚普列利的基本组成成分。冬季降雨的地区，很多加利福尼亚普列利是低产耕作区或过度放牧区。

热 带 草 地

世界各地存在着热带季风草地地带，这个地带从非洲西部延伸到中国东部和澳大利亚。在这样的季风带内，草地分为生态气候梯度：干燥到半干燥的草地；中等降雨的草地，主要在印度、缅甸和澳大利亚北部可以找到；高降雨的季风草地或亚洲东南部的赤道草地；和由适应于夏季的热季风和冬季的凉爽到寒冷种类形成的草地 (Whyte, 1968)。南美的热带草地不能分为这些类群，因为地理条件不能够促进真正的或假的季风的条件。拉丁美洲的草地几乎完全由丛生禾草、缺少豆科植物和极少杂类草、灌丛或树木组成的大草原 (Steppe) 所代替 (McIlroy, 1972)。

在这个广阔的大陆草地范围内有它们自己的生态变异。例如，在非洲顶极草地被限制在具长期干旱沙漠区内。以三芒草 (*Aristida*) 占优势的牧草覆盖是低矮的，而土壤可能被风吹到远处。当湿度轻微的增大时，荒漠密灌丛和具稀疏的没药属 (*Commiphora*) 以及金合欢 (*Acacia*) 的荒漠密灌丛成了顶极类型。随着降雨量增加，荒漠密灌丛让位给荒漠草地金合欢萨王纳；高草金合欢萨王纳；高草、矮树萨王纳，和最后，潮湿的森林。像这样低降雨量地区是以快速生长、低地而覆盖的丛生植物类型为特征，而高降雨量地区是以高的粗糙的禾草类型为特征。

大量热带草地的存在是因为烧荒防止了本本植被的侵入。牧草对一次一次燃烧的反应是长出新的嫩芽，其嫩芽是由储存水分和营养物质的根茎和根上发出，嫩芽耗尽了以前储存的雨水。假如牧场是过度放牧，则植物变稀和品质变坏并且被一年生植物或适口性差的种类所代替。另一方面，火的淘汰恰恰像灾难一样。

热带草地和温带草地之间有许多不同 (Steward, 1970)。热带草地与温带草地相比，热带草地具有低的粗蛋白和高的粗纤维。热带草地最大的光合作用在30—35℃，温带草地在15—20℃。热带草地具有最大的光合作用率为50—70毫克/(分米²·小时)，而温带草地为20—30毫克。当热带牧草的叶片仅仅在比较高的位置上变成光饱和时，温带牧草的单个叶片在比较低的位置上达到光饱和。热带植物没有高的光合作用率，而温带牧草却有高的光合作用率。

结 构

草地实质上有三层：根系层、地面层和草本层（参看图20-3）。根系层在草地中比任何其它主要群落都显著的多。植物的一半或更多一些是埋藏在土壤中；在冬季这几乎描述了全部的草本植物，与森林中的落叶树形成了明显的对照。大部分根系占据在相当于土壤剖面6英寸左右的上层，随着土壤的加深，根系的丰富程度减少。牧草根系伸长的深度是可观的，如小蓝冰草可延伸4—5½英尺（1.3—1.7米），并在土壤2½英尺（0.8米）处形成密集的垫状（Weaver, 1954）。蓝格兰马草和野牛草的根系垂直扎入土壤中达3英尺（1米）。加之，很多牧草具有地下茎或根茎，它们使植物具有繁殖和营养物质贮存的两种作用。顶芽位于兼具节和鳞片叶的根茎的末端，它发展成地上茎或新的根茎。大多数种类的根茎生长的不深，其深度不超过4或5英寸。外来的匍匐冰草在农场主中是众所周知的，因为它具有坚韧的根茎。杂类草，如一支黄花、紫莞和蛇根花具有大的木质根茎和纤维状根，它们在土壤中增大并形成根毯。有些种，如蛇根花的主根长达16英尺（5米），而在许多普列利中共同的灯心草（rushlike lygodesmia）在疏松的土壤中向下扎入的深度可达21英尺（超过6米）以下。在割草地植物中，紫花苜蓿主根的生长可达到相当大的深度。

草地植物的全部根系没有被限制在同一个共同的土壤区域内，而是发展成三个或更多的区。一些植物是浅根系并且很少扩展，大多数少于2英尺。另外的一些种类，其深度超过浅根系，但是很少超过5英尺。深根系植物的根在土壤中有规律的向更深处扩展，并且从土壤表面吸收相对地比较少的水分。因而，植物的根系在不同时间从不同深度的土壤中吸收营养物质，这随湿度而变（Weaver, 1968）。

地面层的特点是：在生长季节时期内低光照和低风速。光照强度的减弱是由于牧草逐渐长高而提供了遮影。温度的降低是因为太阳照射被植被的覆盖所截留，并且风速降低到最低限度。即使牧草的顶部像水波一样的运动，但是地面上的空气是平静的。而在放牧地上的环境是不同的，牧草覆盖从接近地面处被啃食后，地表层接受了很高的太阳辐射和受太阳辐射影响的较高的温度以及接近地面的较大风速。

草地如不割草、不烧荒和不放牧，在地面上便积累了一层地被物（mulch）。最老层的地被物由新鲜地被物的腐解和碎裂残片组成。新鲜地被物包括草本植物残体，主要

由叶组成，多数未腐解。要使天然草地的草本植物完全分解，必须通过三年或四年以上的时间（Hopkins, 1954）。直到地被物与无机土壤达到接触时，受致密度和深度影响进行的分解过程以任何速度进行下去。因铺地被物的增厚，能保持有更多的水分，为微生物的活动创造了极为有利的条件（MaCalla, 1943）。

地被物积累量经常是巨大的，顶极普列利上的残余物、有机物质和其它物质的腐殖质的总量每平方米可达1091克，它的新鲜地被物为762克，鲜草为67.9克（Dhysterhaus和Schmutz, 1947）。另外的普列利证明新鲜的地被物每平方米为568克，腐殖质每平方米为1022克（Dix, 1960）。

放牧像烧荒和割草一样减少了地被物。轻度放牧以新鲜的地被物为代价，帮助提高腐殖质地被物的重量（Dix, 1960）；适度放牧导致增加紧密度，紧密有利于增强微生物的积极活动，其后即减少新鲜的地被物又减少腐殖质地被物。重牧使直立的冰草减少，地被物从每平方米441.2克减少到每平方米100.8克（Zeller, 1961）。不放牧的北达科他普列利地被物平均每平方米441.2克，而对照的放牧普列利每平方米达241.5克。烧荒后两者均减少，但是在轻牧地和不放牧地烧荒后地被物结构恢复到原状需要2—3年以后（Tester和Marshall, 1961；Hadley和Kieckhefer, 1963）。收割大大地减少了新鲜地被物，同时也减少了腐殖质地被物。不收割的普列利每公顷积累10公吨腐殖质地被物，而在类似的普列利中进行收割，每英亩腐殖质地被物少于2.3公吨（Dhysterhaus和Schmutz, 1947）。

地被物在草地上的影响仍然是一个争论点（参阅Tomanek, 1969）。由于地被物影响了渗润和蒸发，因而提高了水分，减低了逕流，使土壤温度稳定和改善了种子发芽的条件。在经营区中的问题是为达到牧草持续高产需要多少天然地被物问题。那里的地被物能够积累，那里的草地就能自我保持；但是在积累少或者不能积累地被物时，草地便退化，并且变坏到杂草或牧豆属。在另一方面，由于某一种地被物的积累，对萌发有中毒作用而使另外一种得到发展。比较厚的地被物能够导致某些纯种定居或被杂类草和木本植被侵入。一些生态学者主张，保持大量的地被物，结果降低了饲草的产量和比较小的根生物量，以及有生命的芽比较低的热值（Hadley和Kieckhefer, 1963），而且地被物是以降低下层植物的数量而影响着草地的特征和组成（Weaver和Rowland, 1952）。

草本层—季一季的、一年一年的变化着，依赖于水分的供应。草本层基本上由三层或更多的层组成，其高度按照草地的类型或多或少地有变化（Coupland, 1950）。生长低矮和紧贴地面的植物，如野草莓、萎陵菜属、堇菜属、蒲公英属和苔藓植物组成第一层。所有这些种类随着季节的前进隐蔽在中层和上层的下面。中层由矮草和野芥、金光菊属、雏菊属以及飞蓬属这样的草本植物组成。上层由高禾草和在秋季最显著的杂类草组成。

虽然，有特色的草地动物，如美洲野牛（*Bison bison*）、草原松鸡和草原犬鼠（prairie dog）只生活在普列利和平原中，但草地的演替系列或顶极证明其生活着相似的动物。大多数动物生存在植被的几个层次内，这些层次是根系层、地面覆被层和草本层（Fichter, 1954）。无脊椎动物，特别是昆虫，其种类和数量之多达到了使人不能相信的程度，在一年的某些时期里占据了草地的所有层次。昆虫全年有一定的季节性

分布。在冬季昆虫的生活是大部分进入到土壤和凋落物中草冠下，在那里这些有机体以蛹或卵的形式存在。在春季土壤中的居住者主要是蚯蚓和蚂蚁，以后者占优势。在东部的一些牧场，它们构成26%（用数字表示）的昆虫种群（Wolcott, 1937）。地面和碎草层中躲藏着食腐败物或食死肉动物的甲虫和捕食性的蜘蛛，这些蜘蛛大部分是猎食者，而不是建造网的，因为，为了支持蜘蛛网的东西是有限的。由于草被层从夏季到秋季的兴盛，草被层中的动物也是随之变化的。在这里的无脊椎动物极其多种多样和极其丰富。同翅目、鞘翅目、直翅目、双翅目、膜翅目、半翅目均有代表。当人们步行通过草地时，叶跳蝉成群的出现。在夏季时期泡沫虫的泡沫分泌物围绕植物的茎而粘着。蝗虫和蟋蟀在原野不断鸣叫，在夏末和秋初是极其丰富的。在一年里昆虫的生活出现两次高峰，一次是在夏季较大的高峰，一次是在秋季减弱的高峰。

哺乳动物是草地脊椎动物最显著的，并且这些动物多数是食草的。在草地上已经逐渐演化成大的和数量多的有蹄类动物群（参看图20-4）。北美的野牛和叉角羚（*Antilocapra americana*）在数量上之多，只有东非平原上种类更加丰富和多样的有蹄类动物可以比拟。现代的牛群已经代替了野牛，而现在的啮齿动物和兔子与开始时最多的本地的草食性脊椎动物不同，它们中的许多属于掘土的或穴居的动物。

草地动物带共有一些明显的特征。在蝗虫、长耳大野兔和跳鼠动物中，它们运动



图20-4 无数漫游在平原上的野牛成为北美草地的缩影（图片蒙南达科他州渔猎局的同意）

的共同方式是跳或跃。长而强壮的后腿使这些动物能够升高到牧草上面，在牧草上面视野是无阻碍的。它们的速度也被很好的发展。世界的一些最快的哺乳动物生活在草地上，如叉角羚羊。由于草地稠密而繁茂并缺少为鸣叫停息的树木，一些草地的鸟类，特别是食米鸟、野百灵、角百灵等，它们具有明显的飞翔歌唱能力，以宣告其领域和引诱配偶。

普列利和平原的动物与植物两者之间存在着非常密切的关系。两个最典型和著名的平原动物是草原犬鼠和收获蚁，这两种动物的穴和小土堆是平原的景观。两者具有一些共同的特征：它们围绕着穴或土堆使草地形成一些裸露区，把土壤翻过来并且相混合，其数量是可观的，并且影响着草地群落的特性。草原犬鼠（*Cynomys spp.*）。偶然的侵

入空旷地上蚁冢的周围；正像蚂蚁常常在草原犬鼠堆起的上方建立起小土丘一样（Koeford, 1958）。

草原犬鼠与植被的关系是很复杂的，而牧场啮齿动物对植物生活的影响也是很典型的。很多牧场管理者严厉谴责它们破坏植被覆盖，并且降低载畜量，而另一些人认为草原犬鼠是创造和保持草地的手段。动物的作用看起来由一个平原区到另一个平原区是有变化的。因为高草抑制了草原犬鼠的活动。由于它们看不见高草的上面或不能自由的穿过高草移动，所以啮齿类的活动范围在高草和中草普列利的边缘上就停止。当高草由于过度放牧而破坏并被矮草和杂类草代替的时候，草原犬鼠就搬进来，这是牧场恶化的征兆（Osborn和Allen, 1949）。然而，在大多数平原上，草原犬鼠的出现对矮草群落的发展和保持是有利的，尤其是当它们在放牧动物（即过去的野牛和现代的牛）的帮助下更是如此。

草原犬鼠、袋鼠和其它穴居的啮齿类动物，在平原还影响其它动物的生活。平原棉尾兔出现最丰富的，是在啮齿动物的洞穴是大量的地方，因为兔利用洞穴作为隐蔽和造窝的地方。驼背蟋蟀、甲虫和螨类生活在温度和湿度相对稳定的啮齿动物的洞穴内。鹿鼠靠食生长在土丘上一年生杂草的种子并寻求收获蚁贮藏的补养。山狗、山猫、獾、鹰、猫头鹰和蛇依靠啮齿类和兔生活。消除啮齿类抑制了叉角羚羊所喜食的杂类草的生长，开阔地一旦被鹿鼠栖息，就保持了牧草茂盛的生长以及保持大量的地被物覆盖对田鼠具有吸引力。深厚的枯枝落叶显现出是食米鸟和萨王纳雀栖息地的重要特征（Tester和Marshall, 1961）。外观看来受深厚枯枝落叶所限制的蝗虫数量，在轻度到中度枯枝落叶层中的地区是最高的。动物和枯枝落叶厚度之间的相互关系，需要做更多的研究。

草地松鸡像草原犬鼠和美洲野牛一样，在平原上曾经是丰富的。在东部森林边缘上的高草地区中生活着尖尾松鸡（*Pediocetes phasianellus*）。它的生境主要是以烧荒保持的草地和丛林结合的地带。一旦这个地方被保护不受火的侵犯，森林就复发，而尖尾松鸡也就进去（Hamerstrom等, 1957）。这就为扩大烧荒控制和被遗弃地重新造林而要付出高的代价。草原榛鸡（*Tympanuchus spp.*）即是东方母松鸡亚种占据适宜的草地，虽然两个松鸡的分布区重叠在一起（图20-5），而草原松鸡也利用一些少量的灌丛植被。在一段时间里它们低的、起伏的回声出没在春季的草地；但是过度放牧、耕种草地的管理不善正在破坏着草原松鸡栖息地的增加。这个种在黑母松鸡之后进入忘却的危险。

一些小的水洼，分散在北美普列利和平原中，如水泡、湿地和泥沼，它们被菖蒲、藨草属植物和苔草属植物所围绕。这些水泡对鸭、大鶲、秧鸡、鸥以及其它水鸟是很有吸引力的。实际上，在北美这个地区生产大量的鸭。今天这些水泡正在被排水所破坏，水鸟种群的数量在减少。这个像草原松鸡的困境一样，说明一个生态学的老问题——即没有生存的地方，也就是没有这样的种。

在演替系列和人工草地中生存的动物，靠人工管理保持它们的生境。但是，在每年关键性的时刻，由于割草（人们的较大管理方式）的结果也破坏了它们的生境。在营巢高潮的季节，野兔、鼠类和鸟的巢穴被暴露。尽管大多数种类将继续停留在这个地区以完成或再试营巢活动，但是由于机械的损害和捕食作用，损失常常还是大量的。人工草地的普遍增加，由于重点放在青贮和干贮饲草上，普遍增加了草地的耕种，更加减少了许多种鸟类和哺乳动物所需要的草地的价值。为了青贮饲料，在繁殖季节的初期进行割

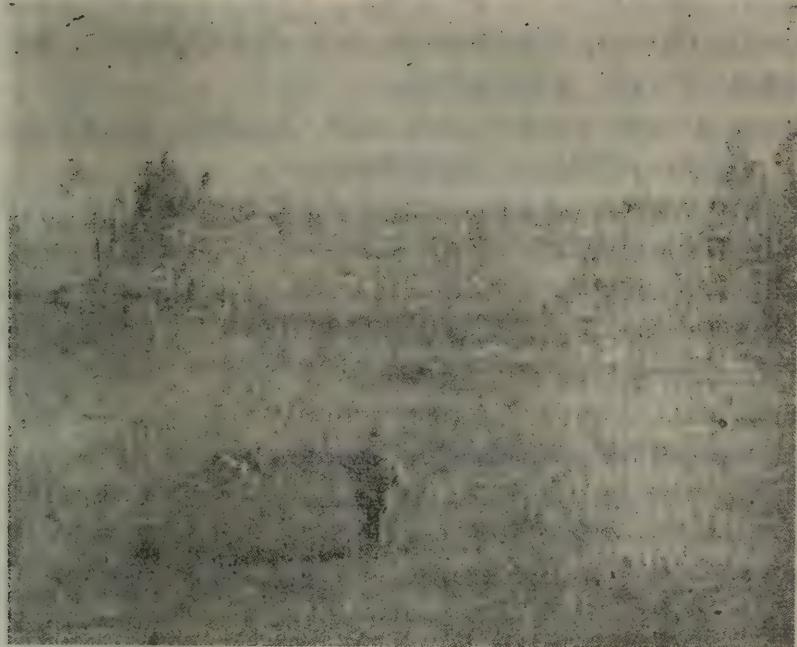


图20-5 矮灌丛和草地的交叉分布提供了尖尾松鸡和草原松鸡栖息的栖息地。
假如灌丛生长增加，草原松鸡将消失（图片蒙密执安州资源保护局同意）

草，消除了巢的掩盖并强制多数鸟类迁往别处。这就是北美鶲和棉尾兔等狩猎鸟兽在数量衰退的原因之一。

牧场多半是由于过度放牧毁坏的，它们只维持少量脊椎动物的生存。两个最普通的栖息者是白鸨鸟 (*Oxyechus vociferus*) 和角百灵。轮牧地即是把放牧地分成小的放牧单位，这样可以保持更多的草地动物，但是这还需要测定。

由于演替系列草地不肥沃并且缺少牧草以及须芒草植物的覆盖，它们通常不能保持像人工割草地那样广泛的生命多样性。缺少禾草-悬钩子牧场由黄胸草鹀 (*Ammodramus savannarum*)、黄昏雀鹀 (*Pooecetes gramineus*)、角百灵 (*Eremophila alpestris*) 以及田鼠等栖息着，但草地深处的种，如草地云雀 (*Sturnella spp.*)、长刺歌雀 (*Dolichonyx oryzivorus*) 以及亨氏雀 (*Passerherbulus henslowii*)，如果不是全然没有，也是少数。须芒草牧场包含有黄胸草鹀、草地云雀、田鼠以及棉鼠。虽然鹿在早春靠吃食须芒草的嫩芽，但依两种演替系列类型为食的草食种类，像为棉尾兔和鹿提供了少量的嫩枝。在其它方面这些优势的牧草对家畜和当地同样的草食动物是不适当的。

机 能

大量覆盖在陆地中央部分的北美草地，在性质上、类型上、种类组成上和生产率随着降雨量的变化而变化着。Kucera等 (1967) 估计在高草地，地面上净第一性生产量 (net primary production) 在三年中变化于482—570克/(米²·年)之间。年降雨量平均大约在100厘米左右。在混合普列利上每年降雨量平均大约在50厘米左右，净第一性生产率 (net primary productivity) 大约是3.8克/(米²·年) (Hadley和Puccos,

1967）。从IBP（国际生物学计划）研究资料中，为草地生态系统概括的提出了总第一性生产率为983克/(米²·年)，自养呼吸613克，净第一性生产为370克，异养呼吸199克，生态系统净生产171克，而生态系呼吸812克/(米²·年)。

草地由于其大，和多种多样食草动物成分而被人们注意着。在北美草地上（和大部分其它草地）占优势的食草动物是大型有蹄类动物。

横贯平原而广泛地、疏疏落落地分布的是野牛群和麋鹿羚羊，这些动物很少长时间在一个面积上停留到过度放牧的地步。野牛和麋鹿羚羊的数量受狼、山狗和印第安人所限制，印第安人生存方式依赖于野牛。在白种人定居之后的短短的80年中野牛已经灭绝，首先被长角动物代替，后来被现代肉用牛代替。修建了栅栏，牧场放牧过度。在春季过早的放牧，以致不能使植物为冬季贮存有充足的营养，并立即破坏了牧场的自然平衡，草地便退化了。

像大须芒草或小须芒草、草原鼠尾粟和高鼠尾粟、固氮的豆科牧草以及杂类草这样适口性高的植物，不能忍受过重的放牧，常常在二年或三年内便渐渐的看不见了。从竞争中解放出来的早熟禾、侧穗格兰马草、雏菊以及刚硬的杂类草便增长。如果普列利继续恶化，地面被许多杂草、冰草、雀麦以及一年生鼠尾粟那样一些植物侵入（Voigt和Weaver, 1951; Curtis, 1959）。退化不仅仅限于地面上：这种退化同样在地下也进行着。适口性强的草，如须芒草根的干重量减少到75%，因为这里的草地由优良的牧场恶化到劣质的牧场（Weaver, 1954）。由于在荒漠草地上放牧，减少了牧草的竞争和家畜对种子的传播，像由烧荒保护草地一样，促进了以根茎传播的牧豆树属植物的蔓延（Humphrey, 1958）。

还有另外一些后果，因为没有枯枝落叶增添到地上，地被物渐少，并逐渐消失。留住的和供给土壤的水，由土壤表面流走，并带走了顶土。由于缺乏水分和营养物质，初期的植物不能维持自己的生存，植被的覆盖不断减少，直到留下侵蚀砾幕（参看 Ellison 充分的讨论，1960）。为了维持草地在良好的状态中，至少保留1至3年的生长以提供附加的地被物（Dyksterhaus和Schmutz, 1947）。

除了大型食草动物之外，草地还供养着各式各样的小型食草哺乳动物、鸟和昆虫。荒漠草地和山地草地以及高草普列利的小哺乳动物是食大量的植物叶片的。混合普列利的小哺乳动物是植物叶片和无脊椎动物的消费者，然而矮草平原的小哺乳动物主要是无脊椎动物的消费者。半荒漠密灌丛和半荒漠草地的啮齿类食植物种子和无脊椎动物。长耳兔（*Lepus spp.*）是草地重要的消费者，大量长耳大野兔的出现，通常是指示由于过度放牧而导致草地恶化的牧场。长耳兔消耗的大约占它体重的百分之六，或是每天食用干重四分之一英磅左右，长耳兔在吃草中大约排出百分之五十废物，和它们消耗的食物同样多。多数小型食草动物，像大型食草动物一样，表现出选择某些食物。黑尾兔在北美艾灌丛十分普遍，比喜食较小的苔草属和禾草。袋鼠喜欢杂类草超过了禾草。在一个研究中发现杂类草占植物群落的百分之十二，而袋鼠的食量为百分之三十六（Meyers 和 Vaughan, 1964）。

草地的鸟类是属于食植物种子的和食肉的。食肉鸟类的食物大部分属于蝗虫、甲虫、蝶类的幼虫、半翅类昆虫和膜翅类昆虫。角百灵是所有鸟中最明显的食植物种子的，而草甸云雀是最明显的食肉的（参看 Wiens, 1973）。食肉鸟类与食植物种子的鸟类的

比例受放牧强度的影响。在放牧的混合普列利上，鸟类大多数是属于食植物种子的，而没有进行放牧的草地上则是以虫为食的鸟类。牧草覆盖的丧失，减少了昆虫的种群和可营巢的覆盖。因而，放牧减低了草地云雀和黄胸草鹀的数量，而增加了角百灵的数量。在草地鸟类繁殖种群中的能流是很小的，为101—2.33千卡/米²。鸟类可能对生态系统的结构、机能或动态的影响很小，即“通过它们直接影响能量和营养物的流率或贮藏不大”(Wiens, 1973)。鸟类可以起到对昆虫种群控制者的作用，或者作为食种子者，影响植物种群的生产量。Wiens提出，“一个有兴趣的可能性是那些草地鸟类在生态系统中真是一个‘装饰’品，从它们的过分存在和产生，在任何方面都没有真正影响生态系统”。

在全部食草昆虫的行列中，蝗虫和蚂蚁是最重要的。蝗虫的种群能够发生蝗害，在发生时使其完全变成一个不毛之地。甚至在相对地生产量不高的美国俄怀明州的矮草平原中，每平方码* 3 只的种群数量，能够利用植被的达50% (Bullen, 1966)。由蝗虫引起的破坏程度，受每天啃食植被量的影响，受蝗虫数量的波动，以及每个种对食物选择的影响。一些蝗虫靠食禾草生活，而另一些则食杂草，还有的两种草兼食。除了直接消耗，蝗虫比牛对植物地上部分啃食的更接近地面，牛采食掉的牧草上部的茎叶。这样的破坏能降低植物的生长，阻碍植物再萌发，在极端情况下并使植物死亡。

在草地上蚂蚁遍地都是，而且由于它们采集种子和切割叶子的活动，能够影响牧草的第一性生产量。在那里它们的巢是很多的，能够使草地的地面裸露。然而，蚂蚁在根系层中长时间的混合土壤的活动以及集中有机和营养物质，能够提高净第一性生产率。

以草食性动物为食的许许多多的食肉性动物有：响尾蛇、鹰、猫头鹰、獾、丛林狼和狼。占优势的食肉性哺乳动物是丛林狼 (*Canis latrans*)，它的主要食物是长耳兔。山狗与长耳兔的关系已在第十章中讨论。其它肉食性动物，包括美洲獾 (*Taxidea taxus*)，它的食物主要是靠在洞穴中的哺乳动物，还有临危的黑足鼬 (*Mustela nigripes*)，白鼬的食物是草原犬鼠。关于通过这些类群的能量流的报道是很少的。

关于草地土壤中分解生物的功能作用的定量研究极少。蚯蚓是非常多的，它们在草地生态系统上的作用，像在别的地方一样（参阅第二十一章），大部分是催化作用，使枯枝落叶减少到更小，以便为微生物区系和动物区系所用。

草地 和 干 旱

多年同一时间的干旱天气通常是平原气候的一部分。有些草地植物，如蓝格兰马草、野牛草甚至早熟禾，以休眠芽的方式继续生存，度过短期干旱。另外一些植物，如大须芒草以生深根的手段继续生存着。有一些牧草在一年的凉爽期有一个短的生长季。普列利上有些牧草在暂时干旱结束时对潮湿反应迅速。虽然野牛草比蓝格兰马草对干旱反应敏感，当雨季到来时萌生的更迅速。然而当长期干旱的时候，草地植被的组成就发生变化。在连续七年干旱的二十世纪三十年代，小须芒草在其大部分分布区上变化减少到75%以上，因为杂类草是浅根系的，例如坚硬向日葵和草原金光菊 (Coupland, 1958, 1959)。因为须芒草死亡而产生的空地上长满了抗旱性强的冰草，冰草是一胜利的竞争

* 码(yd)[=0.9144m]，下同——译者注

者。由于供水不足，引起了更为中生的植物的死亡。在残遗草地的地方，特别是在这些被尘土覆盖的地方，被许多花色鲜艳的杂类草如紫菀、雏菊、飞蓬所占据 (Robertson, 1939)。这样一些杂类草植物的侵入，大须芒草却继续存在，然而，针茅、侧穗格兰马草和早熟禾向东侵入普列利中。在矮草普列利上，蓝格兰马草和野牛草的基本面积由 89% 减少到 22% (Weaver 和 Albertson, 1956)。实质上，中生的高草普列利变成了混合普列利；混合普列利变成了矮草平原；而后者变成了风沙侵蚀区。当水分恢复到正常时，除在风沙侵蚀区之外，便恢复到了最初的群落。而东风沙侵蚀区大多数原来的土壤下损失了，在 1930 年干旱期间干风的侵蚀，但是其面积还没有恢复到原来的数量。

人 类 的 影 响

人类起源于非洲的萨王纳草地，并在那里居住，同时在他们的整个进化历史中利用草地。在那里开始了农业的收获和牧业。那时的草地仅仅是自然状态，人类在世界的天然草地上已经有着巨大的影响。人们通过烧荒和放牧有意或无意的改变着草地，常常这样就把富饶的草地变成了沙漠。人们伴随着采用施肥、防治有害动物和其它集约的实践，用高产饲草代替了当地土著植物种类。人们由于翻耕，并种植了谷类和豆类而破坏了草地。人们以家养动物代替了野生有蹄动物。人们把世界上最富饶的草地变成了粮仓，以单一栽培谷物占优势。

在森林地带，人类砍伐树木并种植牧草创造了新的草地。这样的活动使草地野生动物种，像食米鸟、草甸百灵和长耳大野兔扩大了它们的分布区。在旧大陆的国家里，如大不列颠和斯堪的纳维亚半岛，保存有几百年以来的人工草地，这些草地像原有的草地一样，最后也由于耕种受到破坏，使许多植物，如粉报春 (*Primula farinosa*) 和白头翁状银莲花 (*Anemone pulsatilla*) 与没有受到干扰的草地面临灭绝的危险。少数地区古代草地残存到今天：实际上它们是相当于少数北美普列利残余下来未灭绝的地区。

摘 要

因为人们需要耕种和放牧地，所以曾经覆盖着地球广阔地区的草地。包括北美中部大陆的草地，已经缩小到原来草地面积的一小部分。同时很多草食动物已经衰落或消失，一部分被牛和羊代替。砍伐森林、人工割草地的种植和在草地扩展地区上的演替系列的发展，一些草地动物的分布区已经扩入到从前的森林区。演替系列草地或须根草地由草皮型，丛生禾草型或者由这两者组成，后者经常为鸟类和小哺乳动物提供了极好的造巢穴的场所。当草地没有进行放牧、割草或烧荒时，它们便积累了一层地被物，在那里保持着水分，影响了植物生活的特性和组成，并且为某些动物的生活提供了隐蔽所。昆虫大量发生并且种类是极其多种多样的。哺乳动物是草地最明显的脊椎动物。目前在它的分布区内大量减少的平原的草原犬鼠，是草地代表性的普通穴居动物。草原犬鼠通过其食用和掘穴活动而防止了灌木和一年生植物的蔓延，并允许那些多年生草本植物得以增加。在鸟类当中，草原松鸡是草原的集中体现，可是，自从过度的放牧和耕作破坏了草原松鸡的栖息地以来，它们那喉鸣的叫声就很少听到了。甚至在森林地区的演替系列草地和被加以管理的 (managed) 草地上，动物的栖息地也随着农业活动的变化和越来越多的被荒弃的土地回复到森林而衰退了。

〔李建东译 孙儒泳校〕

第二十一章 灌木地和荒漠

灌木地

覆盖着大部分干旱和半干旱地区的是灌木地的顶极植被。此外，部分温带地区也有顶极灌木地，因为在历史上对景观的干扰大大地影响了温带地区维持森林植被的潜力 (Eyre, 1963)。在这种以灌木为主的偏途演替顶极中有苏格兰的酸沼群落和南美洲的马基群落(浓密常绿灌丛)。在这些地区之外，灌木地是演替系列中陆地重新向森林发展的一个阶段。它们被看成是植物界的二等公民 (McGinnes, 1972)，植物学家很少给予注意，他们倾向于强调优势植物。因此，对于演替系列灌木群落没有做多少研究工作 (同样见Duffey等, 1974)。

灌木地的特征

灌木丛的特征很难描述。正如McGinnes (1972) 所指出的那样，它们有一个“证明它们的身份的问题”。它们构成一个既不是分类学上的也不是进化上的单元 (Stebbins, 1972)。有一种定义是：灌木是一种有木质的永久的茎，但没有中央主干的高度可达15或20英尺的植物。但是，光凭高度并不能将灌木区分出来，因为在严酷的环境条件下，很多乔木也不能超出这个高度。有些乔木，特别是萌生林群落，有多重的茎干，而有些灌木则有大的单独的茎。灌木可能从乔木进化而来，也可能从草本植物进化而来 (关于灌木进化的详细讨论见Stebbins, 1972)。

灌木生态系统(不管是演替系列或顶极群落)的显著特征是木本结构、在草地上面有较多层次、有从小鳞芽长出来的浓密分枝和低的高度。许多密集生长的灌木类型，如山楂和桤木，发育成几乎是进不去的灌丛林，它为诸如野兔和鹌鹑之类的动物提供了保护场所，也为鸟类提供营巢的地点。在浓密的树荫下面阻碍了任何下层林木的生长。许多演替系列的灌丛能开花，对昆虫和人类都有吸引力，它们的种子包裹在美味可口的果实里，很容易通过鸟类和哺乳动物传播。

灌木的生长状况在很大程度上取决于它们对于养分、能量和空间的竞争能力 (West 和 Tueller, 1972)。在某些环境中，灌木有许多有利条件，和乔木相比，它们分配给地上部分的能量和养分较少。影响光线透射，热量消散和蒸发损失的结构上变异，取决于灌木种类和所处的环境。环境越干旱，干旱落叶性就越普遍，而常绿灌木也就越少见 (Mooney和Dunn, 1970a)。多茎类型的灌木能影响水分的截留和茎流，使渗入土壤中的水分增加或者减少 (Mooney和Dunn, 1970b)。由于大多数灌木的根能够迅速向下生长，形成发达的根系，所以，它们能够利用深层的土壤水分。这种特征使它们在那些依靠非生长季节得到土壤水分重新补充的地区，具有超过乔木和禾草的竞争优势。因

为它们的根-茎比率不高，所以灌木输送给地上部分的养分较少，输送到根系的养分较多。它的多年生性质能够固定有限的养分，减缓养分的再循环过程，有利于灌木进一步入侵草地。因为容易受到草本植物的强烈竞争，一些顶极灌木，如 *Adenostoma fasciculatum*，用分泌植物间抑制物质（Allelopathy）的方法抑制草本植物的生长（见第八章和第十章）（McPhearson 和 Muller, 1969）。只有当大火烧毁成熟的灌丛并且使毒素降解时，草本植物才能大量出现。当灌丛恢复时，草本植物又减少。受抑制的草本植物在进化过程中显然已获得能使其种子在土壤中处于休眠状态的能力，直至它们通过大火从被抑制状态中解放出来。

灌木群落有它们特有的动物，这些动物在森林的灌木状植被边缘和原野的灌木状植被边缘都是很普通的。事实上，有些动物，如北美鹑、棉尾兔和披肩鸡（*Bonasa umbellus*）强烈地依赖演替系列灌木群落，如果这种群落被毁灭，这些动物就消失。柳蚊霸鹟（*Empidonax traillii*）和沼地雀（*Melopiza georgiana*）是桤木密灌丛的典型动物，而靛蓝彩鹀（*Passerina cyanea*）、原野雀鹀（*Spizella pusilla*）和棕胁唧鹀（*Pipilo erythrrophthalmus*）存在于老的原野灌木群落中。在英国的一些灌木群落，特别是篱列，几世纪来都保持稳定，许多种无脊椎和脊椎动物已经适应并依赖于这些灌木群落。这些动物中有灰白喉林莺（*Sylvia communis*）、赤胸朱顶雀、绿金翅雀、鸟鹀（*Turdus merula*）和黄鹀（*Emberiza citrinella*）。

顶极灌木群落有一个随地区而异的动物复合群体。在北美洲，浓密常绿阔叶灌丛和山艾树群落供养着鹿、丛林狼和各种各样的啮齿动物以及长耳大野兔、斑鳩和艾草鸡。

灌木地的类型

干旱灌木地

在北美洲西部半干旱地区、邻接地中海地区、澳大利亚、部分南美洲地区、印度西部和中亚细亚，有旱生的阔叶常绿灌木和不超过8英尺高的矮小树木组成的植物群落。在冬天温和多雨，夏天时间长而炎热干旱的地区，这些硬叶灌木群落是该地区的显著特征（详细的描述见McKenna等，1972）。它们的植被随地理位置、海拔高度和坡向的不同而变化。

这些灌木群落在世界的不同地区有不同的名称。在地中海地区，灌木植被是由于森林的退化形成的，它们可分成三种主要类型：咖里哥字群落（地中海区常绿矮灌丛），是在排水良好的干旱钙质土壤上的低矮稀疏灌木地，它起源于针叶林的退化；马魁群落（地中海夏旱灌木群落），是一种较高的茂密灌木地，分布于雨量较多的地区，是软木林的替换群落；第三种是马托拉群落，即常绿有刺灌木丛，兼有上面两种类型的特性，相当于北美的浓密常绿阔叶灌丛。在南美洲，灌木地在各地区也有不同的名称。在巴西中部，生长着低矮木本常绿植物的广大地区称为塞拉多斯（cerrados），即热带高草草原；在巴西东北部，把在干旱期很长的无叶的灌木地称为卡廷加（catatinga）。在秘鲁和智利的太平洋沿岸，有一种使人再一次联想到浓密常绿阔叶灌丛的非常不同的灌木地（见Soriano, 1972）。在澳大利亚西南部，灌木地区的优势植物是低矮的桉树属植物（*Eucalyptus*），

称为马利 (mallee)，即浓密常绿桉树灌丛。

在北美洲，硬叶灌木群落称为浓密常绿阔叶灌丛，有三种类型：(1) 在加利福尼亚州的地中海类型，那里冬天湿润，夏天干旱，主要生长灌木栎树和加利福尼亚常绿阔叶灌丛 (chamise)；(2) 亚利桑那州和新墨西哥州的内陆浓密常绿阔叶灌丛，主要植被是甘贝尔栎树 (Gambel oak) 和其他植物种，但没有加利福尼亚常绿阔叶灌丛；(3) 大盆地艾灌丛 (见图21-1)。这些群落大部分没有下层林木，但有非常容易着火的枯枝落叶层，其积累的数量从少量到大量不等。火是很好的播种者，许多浓密常绿阔叶灌丛的植物种类需要火的热量和损伤作用以诱发种子发芽。

许多世纪以来，周期发生的火灾遍及整个浓密常绿阔叶灌丛，火灾清除了老的植被，为新的植被开辟途径，使整个生态系统的养分发生再循环。当人类来到浓密常绿灌丛时，他们改变了火的状况。人类或者试图在这种植被类型中完全控制火灾（在这种植被类型中完全排除火是不切合实际的），从而种下了真正的祸根；或者听任浓密常绿阔叶林灌丛完全烧光。在没有火灾的情况下，这种灌丛长得高大和茂密，每年在地面上已有的枝叶上增加更多的叶子和小枝。在干旱季节，当着火时灌丛（即使是正在生长的）几乎像发生爆炸一样。由闪电或者人类引起的火灾一经发生，接踵而来的是像地狱一样的大火。在浓密常绿阔叶灌丛，这种情况迟早必然会发生。

灌丛一旦被大火烧光，土地就或者是恢复到由埋在土里的根颈萌发出绿绿葱葱的幼芽，或者是恢复到青草地（如果种子的来源就在附近的话）。青草和茁壮的幼芽是鹿 (Taber 和 Dasmann, 1958)、羊和牛的良好食料。但是，幼芽一经生长成熟，浓密常绿阔叶灌丛甚至变得更加茂密，冠层郁闭，枯枝落叶层积累，这是为另一次火灾创造条件的阶段。

在草地附近的低地，经大火烧过的浓密常绿阔叶灌丛能够变成草地群落，通过受控制的周期性放火，这种草被能够保持。在针叶林开始发育的高海拔地区，浓密常绿阔叶灌丛和针叶树中的烈火最终会毁灭森林并使浓密常绿阔叶灌丛侵入到更高的地方。



图21-1 大盆地内海岸地带的艾灌丛。虽然它被认为是一种不受欢迎的牧场植物，但它供养着一种有趣的动物类群。

演替系列灌木地

发育在废弃地块上的灌木地，其性质受该地区早先经营状况的影响。例如：放牧的强度，已生长在原野上的木本植物（尽管已被抑制）在地里的种子，种子的来源和多少，种子被鸟类、哺乳动物和风传播到原野，灌木的拓植能力等。

在比较干燥的高地，入侵的灌丛很少能够取得对草本植物和禾草的完全优势，相反，

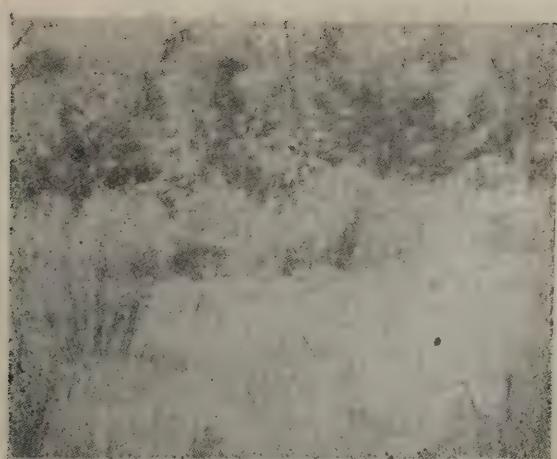


图21-2 低湿地灌木群落，即卡尔群落（见右页），常以桤木占优势，形成比较稳定的植物群落

(*Alnus*) 或者由桤木和其它树种，主要是柳属 (*Salix*) 植物混杂组成。桤木植丛比较稳定，在被森林取代之前它可以维持一段时间（见图21-2）。在桤木占优势的地区之外，湿地灌木群落从柳树和株木占优势。

灌木植丛（见图21-3）作为野生动物的食物和隐蔽场所是很重要的，有许多灌木，如山楂、黑莓和株木，是野生动物很好的食物。但是，各种不同类型的灌木植被的全部价值——它的组成、品质和最小需要量——从来没有人估算过。有一些资料 (Egler, 1953; Niering和Egler, 1955; Niering和Goodwin, 1974) 证明，在森林演替正常终结的地区，灌木丛可以形成一种持续存在很多年的稳定群落（见第八章）。如果入侵的乔木由于有选择地喷射药剂或者由于采伐而被清除，那么，灌丛最终会形成郁闭的群落，抵制乔木的进一步入侵。这种研究成果正在广泛应用于空旷地区输电线的管理。

这些灌丛散布于或者丛生于多草的原野中。在树丛之间的开阔地常常长满了林木的籽苗，如松树或白杨，它们在幼树阶段占有和高灌丛一样的生态学位置。代表性的树种有到处形成植丛的榛 (*Corylus*) 以及漆树 (*Rhus*)、樱桃 (*Prunus*)、山楂 (*Crataegus*)、株木 (*Cornus*) 和刺柏 (*Juniperus*)。在潮湿的土地上，草甸和森林之间的植物群落常常以高灌丛占优势，并有下层林木 (Curtis, 1959)。在北部地区，沿河流两岸和湖泊周围生长的普通高灌木群落是桤木植丛，由桤木



图21-3 在北美东部，灌木地通常是演替群落，但如果植被很茂密，灌木群落可以保持很久时间。图中坡地上生长的是金丝桃 (*Hypericum virginicum*) 和野罂粟 (*Baptisia tinctoria*)

荒 漠

地理学家们给荒漠下的定义是蒸发量超过降雨量的陆地。没有特定的降雨量可以作为标准，荒漠环境可散布于极端干旱到有足够水分供养各种生物的地区。它们分布在地球上两条明显的地带，一条是大致分布于北回归线附近的地区，另一条是在南回归线

附近的地区。

荒漠是由几种力形成的。导致形成荒漠和地球上宽广的气候区的一种力是地球上空气团的运动。高压区改变了降雨的路线。加利福尼亚州和墨西哥外海的高压区使从阿拉斯加向南移动的暴风雨向东偏移，阻碍水分到达西南部。在冬天，高压区向南移动，使冬雨能够到达加利福尼亚州南部和北美洲的部分荒漠地区。吹过寒冷水域的风也变得同样的寒冷；它们只挟带很少的水分，形成很少的雨。因此，加利福尼亚州和墨西哥的下加利福尼亚海岸、非洲西南部海岸的纳米布荒漠和智利阿塔卡马海岸边缘可能笼罩着轻雾，但仍然保持极端干旱。

山脉由于在它的背风面能产生雨影，因而在荒漠形成中同样起作用。海塞拉斯山脉和小瀑布山脉隔断了来自太平洋的雨，有助于保持北美洲荒漠地区的干旱状况。澳大利亚东部的高地有效地阻断了来自大陆内部的东南信风。其他荒漠，如戈壁荒漠和撒哈拉荒漠内部，是如此远离海洋水湿，以致所有水分在到达这些地区前已被风所吹干。

尽管自然景观不同，但所有的荒漠都同样是低降雨量和高蒸发量（为降雨量的7—50倍），每天温度变幅大，白天热，夜晚冷。低的湿度使90%的太阳辐射能够透过大气，加热地面。在夜晚，白天积蓄在荒漠的热量辐射回大气。下雨时，常常是大雨，不能透进干燥的土地，以急流的形式急速流进荒漠下面的盆地。

没有植被覆盖的荒漠是荒凉的，并且似乎不合逻辑地有一部分是水成地形。没有覆盖的土壤在暴风雨时很容易被侵蚀并且进一步被风吹走。冲积扇从被侵蚀的、比较耐风化的石质角峰向外扩展延伸。它们参与形成深厚宽广的冲积堆，即山麓冲积扇。最后，坡面延伸到低盆地，即干旱盆地，这种盆地承受从丘陵和水成峡谷（旱谷）急速流下的水。这些盆地在降雨之后形成暂时湖泊，但水分很快蒸发，留下一个盐晶闪闪发亮的干湖底。

荒 漠 的 特 征

各地的荒漠并不相同。水分、温度、土壤、排水、碱度和含盐度之间的不同最终引起植被数量、优势植物及其伴生植物的不同。有炎热的荒漠和寒冷的荒漠，有极端干燥的荒漠和水分充足、接近草地或灌木地的荒漠。世界最大的撒哈拉荒漠只有极少的植物，大部分是成群集中在绿洲周围。在阿拉伯荒漠有柽柳，在中亚细亚有滨藜和盐木。北美洲的荒漠可分为两部分：北部的寒冷荒漠——大盆地和西南部的热荒漠——莫哈佛、索诺拉和奇瓦瓦，但是，这两种荒漠彼此逐渐过渡。

北美艾灌丛 (*Artemisia* spp.) 是冷荒漠的优势植物（见图21-4），生长在一起的还有滨藜 (*Atriplex lentiformis*)、灌丛滨藜 (*Atriplex canescens*)、扁担杆 (*Grayia*)、优若藜 (*Eurotia*) 和黑肉叶刺茎藜 (*Sarcobatus vermiculatus*)。大盆地的植物群落很简单，由本质上相同的生物类型组成，形成长达几英里的几乎是相同而单调的灰色和灰绿色植物群丛。热荒漠（见图21-5）大部分以极叉开拉瑞阿 (*Larrea divaricata*) 占优势，伴生有芒刺鼠尾草 (*Hymenoclea*) 和弗氏菊 (*Franseria*)。它们在一起常常形成一种单调一致的植物，只有在适当的水分和土壤的地区才被金合欢 (*Acacia*)、仙影掌 (*Cereus giganteus*)、假紫荆 (*Cercidium*) 和牧豆树 (*Prosopis juliflora*) 等

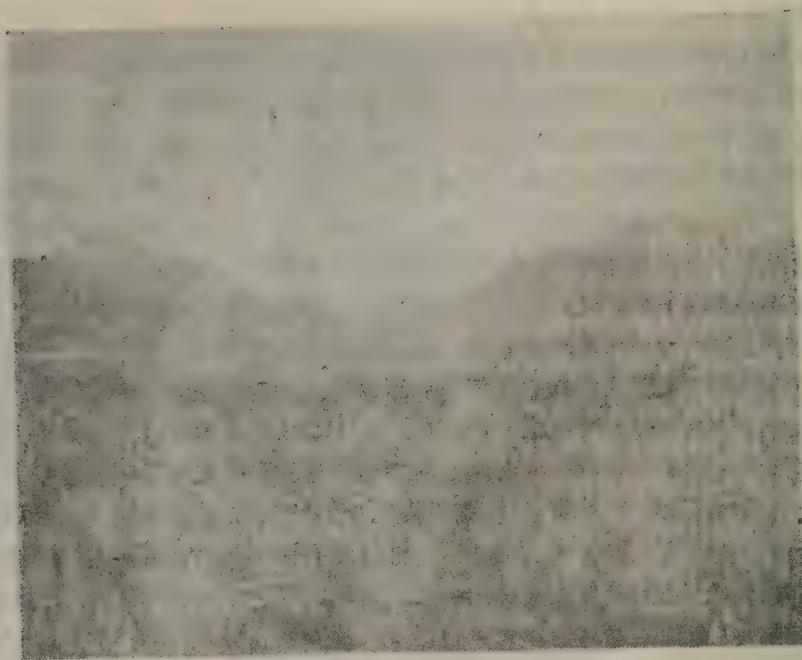


图21-4 北美洲西部的冷荒漠，主要生长北美艾灌丛



图21-5 这个荒漠以仙影草占优势。注意水成的地形 (照片引自亚利桑那州渔猎局)

高的植物所打破。在热荒漠中，莫哈佛荒漠中的生物种类最贫乏，植被的组成最简单。索诺拉荒漠有丰富的各种各样的灌木、乔木和多汁仙人掌（Shreve, 1951）。这里的植被是在美国荒漠中最稠密的，它的植物类型——从小的、耐旱-落叶的树木到常绿的半灌木和多汁植物——是最多的，物种的数目也最多，植物高度的变化也是最多的。奇瓦瓦荒漠延伸进墨西哥，它的特征是有长干的仙人掌、丝兰、蜡大戟（*Euphorbia antisiphilitica*）和*Fouquieria*。大谷底生长着大片的*colo del zorro*，这是一种狐尾状的草；在风成的波浪形石膏沙丘上生长着一种有活力的、芬芳的三裂漆树（*Rhus trilobata*），曾经被印第安人用于编织篮子。

结构和适应：植物

具有木质茎和柔软脆弱的茎的灌丛是荒漠植物的特征。在灌丛中生长着各种各样的其他植物：丝兰、仙人掌、小乔木和短生植物。在美国西南部的荒漠，大的肉质植物高出灌木层之上，和它的数量不相称地改变了沙漠的外观（见图21-5）。像森林的乔木和普列利草原的草类一样，大部分的荒漠植物种在一定的地形位置上生长得最好。巨大仙影掌——所有仙人掌中最巨大的——与较小的、能开美丽花朵的仙人掌一起生长在索诺拉荒漠的山麓冲积扇上。其它植物——美洲铁木、黄栌、假紫荆——沿间歇河的两岸生长得最好，这不是因为它们需要很多的水分，而是因为它们的硬壳种子在它们能够萌发之前必须在暴洪期间经受沙和砂砾的研磨作用而被擦伤和刮伤才能发芽。

每年开花的短生植物使荒漠有季节性的美好景色。从适宜的季节到另一季节存活下来的种子，在砂质土壤上生长得最繁茂，因为在这里水分容易渗进土壤，地面也能迅速变暖，有利于种子发芽。

荒漠植物可能令人惊奇地丰富、多种多样和很好地忍受或克服水分的缺乏。植物在本质上或者是避旱植物，或者是抗旱植物。避旱植物大部分是短生的，以种子的形式继续存在下去。它们在水分和温度条件适宜时随时都可以发芽生长。在美国的荒漠有两个开花季节：自太平洋西北部的冬雨来到之后和从墨西哥湾外的西南面移来的夏雨之后。有一些植物种只在冬雨之后才开花；另一些则在夏雨之后才开花；只有很少几种植物在这两种季节期间都开花。

这些植物为什么如此准确无误地对水分作出反应？这曾经成为很多研究的课题（Went, 1955），此外已经发现，除非表层土壤渗进相当于0.5—1英寸的雨量，否则没有任何种子能够发芽，种子的种皮上有一种水溶性的生长抑制剂，只有足够数量的入渗水分才能将它淋洗掉。因此，在小阵雨之后，种子仍受抑制，不能发芽。同样，对温度也是要求严格的。荒漠的每一种一年生植物都有一个明确的和相当狭窄的容忍范围，除非水分和温度状况是在这些范围之内，否则，没有任何数量的植物能够生长。因此，冬季和夏季一年生植物可以根据它们发芽时的温度和生存下去的温度加以区分。要使冬季一年生植物发芽，第一次降雨必须超过10毫米，超过20毫米更好，夜晚的温度必须高于冰冻点。

抗旱植物有许多贮存水分、利用地下水或者通过落叶以减少它们的需水量和通过减少叶子的大小以降低蒸腾作用的方法。它们能在茎上进行光合作用。多汁的荒漠植物有

缩小了的细胞间隙和扩大了的液泡，在下雨季节水分积累在液泡里。这些植物还具有浅的根系，使它们在下雨季节能够吸收最大量的水分。多汁的荒漠植物在夜晚气孔张开时能够吸收 CO_2 ，由于夜晚的温度较低和没有太阳辐射，蒸腾作用的速率降低。由于在夜间吸收 CO_2 ，植物在白天就有可利用的 CO_2 供光合成之用。这是一种适应性，它能减少蒸腾作用，但同时也妨碍 CO_2 的吸收。其他植物或者有很深的根系，能够利用深层土壤的水分，或者在干旱季节处于休眠状态，例如牧豆树的根系可穿透到53米的深处（W.S. Phillips, 1963），有些植物还可能具有大大蜡质化的和耐干旱的常绿叶子。

与森林的状况形成鲜明对照的是，荒漠里的竞争不是一种植物争夺另一种植物的光和空间，而是所有植物在争夺水分。由于荒漠植物群落很少成层，所以光线不成为问题。因为水分是有限的，所以大多数植物是低矮的；由于竞争水分，它们的间隔很大。

结 构 和 适 应：动 物

在炎热和明亮的太阳下面，荒漠可能显得好象没有动物，然而，那里的动物是很兴旺的。象植物一样，荒漠动物不是抗旱动物就是避旱动物。象短生植物一样，避旱动物或者采取一年生的方式，或者进入夏眠或冬眠。昆虫和其他无脊椎动物的卵以及昆虫的蛹处于休眠状态可达8—9个月甚至长达几年之久。当雨季来到和植物繁茂时，荒漠有大群的昆虫——蟋蟀、蚱蜢、蚂蚁、蜜蜂、黄蜂、蝴蝶、蛾、甲虫。幼蜂恰好在它们赖以采蜜的那些花正在开花时节从地下蜂窝里出现。两栖动物如锄足蟾(*Scaphiopus*)也在冬雨和夏雨期间短暂出现。锄足蟾在一个涂有一种胶质的地下巢穴里夏眠8—9个月，以减少水分通过皮肤蒸发损失。当降雨湿透土壤时它出现于地面，移向最近的水坑，交配和产卵。幼小的蝌蚪在1.5—2天就孵化出来。它们迅速地成熟(15—45天)，并且进行变态，成为有所作为的成年蟾，能够挖掘自己的巢穴，在巢穴中它们夏眠至下一个雨季。

鸟类在雨季期间筑巢，这时幼鸟的食物最为丰富。如果在繁殖季节是极端干旱，有一些鸟类就不繁殖。在一些荒漠鸟类中，支配繁殖的内分泌似乎不是决定于白天的长短，而是决定于降雨(Keast, 1959)。有极少数鸟类，如雨燕、弱夜莺(*Phalaenoptilus nuttallii*)和艾伦及安娜蜂鸟(Allen and Anna's hummingbird)，在食物缺乏时进入麻痹状态(Bartholomew, Howell and Cade, 1957)。小的啮齿动物，如更格卢鼠或小囊鼠，在最干旱期间夏眠。

抗旱动物整年都活动，它们通过生理上的适应或者通过改变它们的进食和活动方式而取得战胜干旱和酷热的方法。一些动物通过夜间活动的习惯、白天留在地下或者阴凉处的方法简单地避开酷热。有些在白天活动的荒漠啮齿动物周期地寻找洞穴，将它们的身体紧贴在洞壁，通过传导作用消极地散热。一些鸟类，如弱夜莺和某些蜂鸟(Trochilidae)以及蝙蝠，每天都要进入一种麻痹状态。

象小狐(*Vulpes velox*)和长耳兔(*Lepus*)那样的荒漠哺乳动物有一对大耳朵，对于减少通过蒸发来调节体温的需水量是有作用的(见图21-6)。大耳朵可以作为有效的散热器向较冷的荒漠天空散热，在晴朗的日子，荒漠的天空辐射温度只有 25°C ，低于动物的体温(Schmidt-Nielsen, 1964)。由于寻找遮阴(荫凉处的地温比较低，太阳的辐

射被隔断) 和停留在洼地(在洼地, 来自地面的辐射受到阻碍), 长耳兔通过它的一对大耳朵(400厘米²) 一天可散发5千卡的热量, 相当于一只3公斤的兔子产生的代谢热的三分之一。仅是这样消散的辐射热就可能足以散发掉必要的热量而不需要很多的水分损耗。

更格卢鼠在白天将它的洞穴封闭, 使它的居室保持潮湿, 它能够在全年生活中不用饮水。在生态学上同样具有这种特性的动物有非洲和中东的跳鼠、沙鼠以及澳大利亚有袋的小袋鼠(marsupial kangaroo mice) 和小黑鼠(pitchi-pitchi)。这些动物靠吃干的种子和植物的干物质过活, 甚至在有多汁的绿色植物可供食用时也是这样。更格卢鼠从它本身的代谢过程和从它的食物中的吸湿水中获得水分。为了保存水分, 它在白天留在洞穴里。它没有汗腺, 它的尿是高度浓缩的, 粪便是干的。

大型荒漠哺乳动物, 例如骆驼, 能够有效地通过皮肤和呼吸系统的蒸发而降温, 因为它们的表面积与身体大小的比率低, 内热的产生也较低, 因而热量的积累较慢。骆驼不仅排出高度浓缩的尿, 而且能够忍受脱水达体重的25%, 它的水分损耗不是通过血液, 而是通过体组织(Schmidt-Nielsen, 1959)。骆驼的体温是不稳定的, 在夜晚, 体温降到33.8°C, 在白天, 上升至40.6°C, 在此温度下骆驼开始出汗。骆驼的脂肪不是积累在全身, 而是积累在驼峰, 这种状况有助于热量从身体里散发掉, 它的厚毛皮能阻碍热量进入体内。



图12-6 黑尾兔(*Lepus californicus*) 喜住在极端的荒漠环境里。在炎热的白天, 这种野兔必须停留在浓荫里休息, 直至日落。在浓荫下它能够通过散热而感到凉快。

在一些非洲羚羊中, 对于干旱有一种更强的适应性, 它们之中最有名的是大羚羊(见图21-7), 很多非洲有蹄类动物为逃避炎热和干旱而迁移, 而大羚羊却留在荒漠。它的需水量很低, 因为在白天它将热量积蓄在它的身体内, 引起体温显著上升, 即过热(C. R. Taylor, 1969)。大羚羊由于抑制出汗而进一步减少白天的蒸发损失。它只有在温度非常高时才喘气, 降低它的代谢率, 并通过减少体内产热量而保存水分, 因而减少蒸发降温所需的水量。这些是在白天的适应性。在夜间, 大羚羊减少它那不出汗皮肤的大约60%的蒸发量和大约60%的代谢速率。它的呼吸速率与呼吸效率成正比, 与体温成反

比。一只体温较低的动物的呼吸比体温较高的动物慢，因此，能使用其吸入氧气的大部分。由于夜间体温降低，呼出空气的蒸气饱和水平较低。大羚羊在正常情况下不喝水，靠代谢水和吃草及灌木生活，其中很多是多汁的。实际上，大羚羊能够通过吃平均含30%水分的食物而获得它所需要的全部水分。

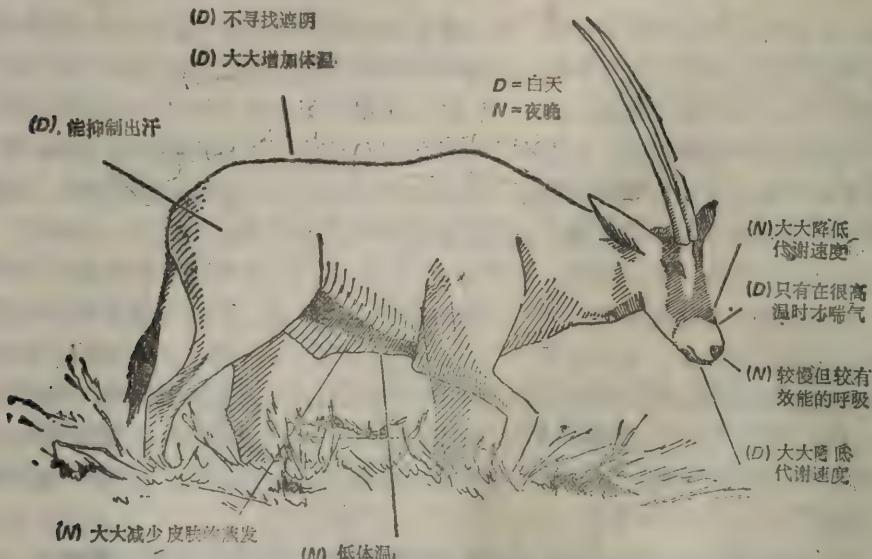


图21-7 居住在荒漠的大羚羊能够靠有限的水分很好地适应于生活在炎热而干燥的气候中。它在生理上的适应列于图中(根据Taylor的资料, 1969)

象海鸟一样，一些荒漠鸟类利用盐腺帮助保持水分平衡。北美洲西部沙漠的黑喉漠鹀 (*Amphispiza bilineata*) 不仅被限制在荒漠地区和普遍出现于一些非常缺水的最极端的荒漠生境，而且基本上以种子为食物。如果这种鸟食一些绿色植物，它就不需要饮水 (Smyth和Barthalomew, 1966)。当它主要是吃种子，并且有水可供饮用时，每天将饮水多达它体重的30%。但是，如果无水可供饮用，黑喉雀通过减少其排泄物的含水量 (从大约含81%的水分减少至57%)，能够无限期地不饮水而活下来。其他具有相类似的适应性的鸟类有澳大利亚的澳洲虎皮鹦鹉、澳洲织巢鸟和非洲的灰黑色百灵 (见Dawson和Barthalomew, 1968; Serventy, 1971)。

功 能

荒漠生态系统至少在一个重要方面不同于其他生态系统。在荒漠生态系统，降水是非常不连续的，而在其他生态系统，降水多少是比较连续一些。荒漠的降水呈脉冲状，一年中连续的多日降雨有3—15次，其中只有1—6次的雨量大至足够刺激生物的活动力。因此，荒漠生态系统交替地经历着不活动的、平静状态时期和生产及繁殖时期。降雨促进了生产和繁殖过程，在短时期的水分充足之后，水分重新缺乏，生产量和生物量降低到相当低的稳定状态。

荒漠中的初级生产量取决于可利用的有效水量和植物利用水的效率。我们已经讨论过植物保存和有效地利用有限水分的各种方法，例如，用在黑夜里固定和贮存大量CO₂

的方法将光合作用和蒸腾作用分开。

根据世界上各种荒漠的资料(简略内容见Noy-Mier, 1973, 1974)可以认为, 在干旱地带, 每年地上植物的净初级生产量在30—200克/米²之间, 在半干旱灌木地则为100—600克/米²。地下根系的生产量也很低, 在干旱地区, 它的总量可在100—400克/米²之间, 而在半干旱地区, 可达250—1000克/米²。积累的生物量总量和周转的速率(产量与生物量的比率)取决于主要的植物类型。在像索诺拉那样由乔木、灌丛和仙人掌占优势的荒漠里, 每年的生产量是地上现存生物量(300—1000克/米²)的大约10—20%。在有多年生植物的荒漠里, 每年的生产量是生物量(150—600克/米²)的20—40%。当然, 一年生的(即短命的)植物群落的根系和地上群叶的周转率可达100%, 每年的生产量和最大生物量是一样的。这些荒漠的周转率比森林和冻原高。多年生的禾本科草本植物和非禾本科草本植物地下生物量与地上生物量(茎和叶)的比率在1—20之间, 而灌木丛的比率在1—3之间。一般说来, 荒漠和冻原不同, 植物的地下部分和地上部分的比率不高。荒漠植物的一个特征是根的生物量比较小。地衣、绿藻和蓝藻能增加荒漠的初级生产量, 它们以土壤上一层结皮的形式存在, 数量很多。生物量可达240公斤/公顷的蓝藻结皮是非常有益的植物, 因为它们的固氮速度非常高, 可达10—20克/(米²·年)。这种固氮量与从降雨和干燥沉降微粒中所带来的2—3克/(米²·年)的低氮收入形成鲜明的对比。尽管有高的固氮速度, 但在氮收入总量中只有5—10克/米²能成为高等植物的组成部分。大约70%的氮素经过短途循环, 以挥发性氨和以来自反硝化作用的N₂的形态返回大气中, 反硝化作用由于干燥的碱化土壤而被加强(Reichle, 1975)

(见图21-8)。

荒漠食植动物在取食形式上是“机会主义的”和非专化的。它们广泛地取食的植物

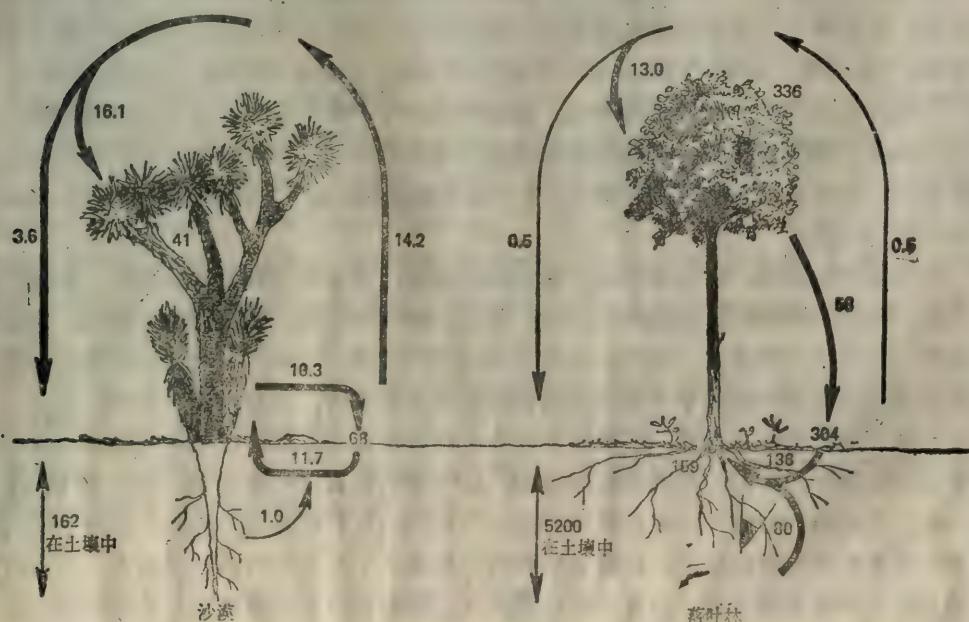


图21-8 荒漠的氮循环和落叶林不同。在落叶林, 大部分氮素通过植物进行循环。在荒漠, 大量的氮被固定, 但其中大部分由于反硝化作用而损失(引自Reichle, 1975)

类型和植物各部分，尽管这些动物有季节性的嗜好。黑尾鹿、西猯（南美野猪）和荒漠绵羊在有多汁的和短命的植物可供食用时以这些植物为食物，而在干旱期间则改食木本植物的嫩枝叶。食植动物还可以食用已死的枯枝落叶和地衣作为最后的生存依靠。小的食植动物如沙漠啮齿动物和蚂蚁主要吃种子。最著名的小型食植动物之一是草蚁 (*Pogonomyrmex occidentalis*)，它靠食种子过活，这些种子是从荒漠地面收集起来并贮藏在地下仓库的。在加利福尼亚荒漠，这些蚂蚁在干旱期间主要收集两类植物的种子：具绵状毛的车前草和梳状刺果植物。当冬雨来到，一年生植物开花和结籽时，草蚁收集起这些植物和其他植物的种子，而对上述两类种子不闻不问。但是，当干旱季节重新来到时，草蚁就再利用它们的主要食物资源。利用这种持续不断的食物来源，使这种昆虫能够在整个沙荒年里保持活动。

食植动物能够对初级生产者产生明显的影响，在食植动物的数量太多，超过分布地区能够供养它的能力时尤其是如此。一旦食植动物食用掉了一年生的生产量，它们就集中消耗食物的贮备部分，在长期干旱的日子里尤其是这样。过度食用嫩枝叶会使植物变弱，以致它们被毁灭或者受到不能恢复的伤害。受保护的非放牧区，特别是不被山羊和牛吃草的地区，比放牧区有较高的生物量，美味植物种类的百分比也较大。在对巨大仙人掌 (*Cereus giganteus*) 的研究中，William Niering (1963) 和他的助手们发现，过度放牧使仙人掌受到伤害的因素不仅仅是由于践踏的物理性损伤，而且还由于能为籽苗生存提供必需的遮荫的保护植物（如假紫荆）的消失。有两种荒漠食植动物——白喉林鼠 (*Neotoma albigenula*) 和黑尾兔 (*Lepus californicus*) ——的数量在放牧的荒漠比非放牧的更多。林鼠挖洞进入仙人掌，增加了仙人掌对致命的细菌病的敏感性。长耳兔以假紫荆为食，毁坏了这种保护植物。

在大多数情况下，在生长灌木的荒漠中食植动物消耗的地上初级生产量很少有超过 2% 的；但食种子的食植动物能够吃掉大部分种子。在关于荒漠食植动物的为数不多的研究中，Chew 和 Chew (1970) 在一次研究中发现，小的食植动物（长耳兔和更格卢鼠）只吃掉地上净生产量的大约 2%，但却吃掉种子产量的 87%。这种消耗率能够明显影响植物组成和植物种群。在通过灌木荒漠小哺乳动物的能量流动中，有 55% 是通过更格卢鼠的，22% 是通过吃草的长耳兔，6.5% 是通过以昆虫为食的食蝗鼠 (*Onychomys torridus*) 传递的。

和食植动物一样，食肉动物是广食性的捕食者，但也有少数是专食性的。蜥蜴以蚂蚁为食，狐狸和猞猁吃野兔和爬行动物。但大多数食肉动物，如狐狸和丛林狼，吃混杂的食物，包括叶子和果实；甚至以昆虫为食的鸟类和啮齿动物也大量地吃植物性食物。支配着荒漠生态系统的似乎是杂食性动物而不是食肉动物，是复杂的食物网。

有机碎屑食物链在荒漠似乎没有在其他生态系统那么重要。虽然在荒漠的土壤中有最有效能和属于各种分类学类群的微生物，但主要的是真菌和放线菌。像短生植物开花一样，微生物的分解作用只局限于有水分可利用的短暂时间里。因此，有助于干的枯枝落叶层累积至这样的程度，以致有机碎屑生物量大于地上部分的活生物量。大多数短生植物的生物量通过放牧、风化和侵蚀而消失。分解作用大多数是通过食碎屑的节肢动物进行的，例如白蚁，它咽下并且在它们的肠道里“分解”木质组织。在一些荒漠中，相当大量的养分可能被固定在白蚁巢里，当蚁巢被破坏后，养分才释放出来。其他重要

的食碎屑动物有蟻类和各种等足类甲壳动物。

由于生产量和分解作用有限，荒漠生态系统中的养分也是有限的，氮素尤其有限。主要只局限于土壤表层的养分供应容易受侵蚀和挥发作用的影响，会因为一年生植物的生长而被迅速耗尽。由于干旱地区的乔木和灌木的生长是稀疏的，因此通过枯枝落叶形式进行的养分循环明显地局限在植物的周围。这种情况使养分的再循环和微生物活动集中在灌木的周围。

人 类 的 影 响

在世界的很多地区，灌木地的存在是由于人类的干扰或者其他植物类型退化的结果。灌木地一经形成，它作为放牧地、野生动物的栖息场所和食物、药物原料及工业原料的来源是有其独特的价值的（全面的评论见McKella等，1972）。同时，灌木地也受到人类的破坏。灌木地往往不受重视并把它看作是无价值的荒地，被改用作住房建筑地并且由于土地开垦工程而被毁坏。湿地灌木群落因调节洪水和修建水力发电工程而被淹没。灌木篱列曾经是大家熟悉的美国和西欧景观的一部分，由于机械化的需要而开辟更大的农田，篱列正在被迅速地毁掉（见Moore等，1967；Cornwallis，1969）。在非洲的地中海灌木地——它是由于人类的干扰形成的——由于过度放牧、耕垦和为了木柴连根拔除植物而正在被毁坏。只是近年来的人类活动，一年大约毁坏300万英亩的灌木地，并任由荒漠侵入（Pearce，1970）。

人类在形成新的荒漠方面还有另一种方式，即不好的土地经营，在原有的荒漠地区周围尤其是这样。即使在干旱气候条件下，生荒地也有能力供养一些植物。树木、灌木和草类的根系吸取较深层的水分和固定土壤；但是，这些植物一旦由于火灾、放牧和耕垦而被清除，侵蚀的破坏作用就得到大大加强。为了开垦而放火烧荒，能清除半干旱土地的树木和促进草类的生长，随后，由于过度耕垦和放牧，土地暴露于风蚀和水蚀之中，结果耕作耗尽了地力，低地弃荒放牧，首先是放牛，然后是绵羊和山羊。耕垦接着移向高地，在高地又重复上述的循环过程。最后，破坏是全面的，植被和表土消失，基岩暴露，土地的破坏达到不能恢复的程度。荒漠以这种方式在非洲南部扩展，进入非洲平原；同样，荒漠也侵入北美洲的半干旱草地。这种土地利用方式被认为是马雅文化没落和希腊及罗马衰落的部分原因。曾经哺育起伟大文明的地中海南岸曾经是肥沃的土地，现在是荒芜的、岩石遍地的和贫瘠的（进一步的讨论见Lowdermilk，1953；Dale和Carter，1955；Thomas，1956；Stamp，1961）。

近年来，人们试图将一些荒漠改造为有生产力的土地，取得了巨大的成就，但是在这样做时，他们开发深埋在荒漠底下的水资源。这样开采“水矿”充满着危险，因为象矿藏一样，这种水源一旦枯竭，就是无法补偿的。这种短期农业和人类开发荒漠的情况可能会以形成甚至更加贫瘠的环境而告终。

摘 要

荒漠是一种严酷的环境，荒漠的植物和动物具有在进化过程中形成的战胜干旱和高温的方法。荒漠

动物躲避酷热的方法有：夜间活动的习性，寻找荫蔽地方或者在地下洞穴里度过白天。它们从多汁植物、从它们的捕获物的血液和体液或者从碳水化合物和脂肪的代谢氧化作用中获得水分。更进一步的水分保存方法是从尿和粪便中重新吸收水分。植物克服干旱的方法有：在干早期以种子的形式存活下来，在有充足降雨时发芽；在植物体内贮存水分；落叶或者具有能减少蒸腾作用的小叶。在功能方面，荒漠的特征是低的净生产量，广食性的吃草动物和食肉动物，和其他生态系统比较，有机碎屑食物链比较不重要。大量的氮被荒漠地面上结壳状的蓝藻所固定，但其中大部分又返回大气而损失。

在北美洲有两种荒漠类型：大盆地的冷荒漠和西南部的热荒漠。前者主要生长北美艾灌丛，后者主要生长杂酚油灌木拉瑞阿（Creosote bush）和仙人掌。荒漠面积约占地球陆地面积的七分之一，大部分分布于北回归线和南回归线之间的一条世界范围的带状地区。形成荒漠的原因主要是地球的气候型式以及山脉的位置和陆地远离大洋水源。许多世纪以来，人类居住在荒漠周围，有少数人在荒漠安家。现在，人们正将荒漠看作是潜在的农业地区和居住地区。由于抽取荒漠下面深层的而不是不能补充的水资源，荒漠的住宅建设正在取得成绩。尽管这种尝试现在有可能成功，但人类进入荒漠如此“开采”水分和养分，其结果可能导致形成甚至更加干旱的环境。所以，在开发荒漠之前，人们必须更好地了解荒漠的生态学。

半干旱地区保持着灌木生态系统演替顶极，它的特征是稠密分枝的木质结构和低的高度。灌丛是否形成取决于它们竞争养分、能量和空间的能力。在半干旱地区，灌丛有很多有竞争力的有利条件，包括影响着光线透射、热量消散和蒸发损失的结构变异。灌木地在世界各地有不同的名称，它的分布地区最显著的特征是冬天温暖，夏天多雨而漫长、炎热和干燥。演替系列灌木地占据着正在向森林演化的地区。虽然这是一个演替阶段，但许多演替系列灌木地可以在相当长时期里保持稳定。灌木地是野生动物重要的栖息场所。灌木地的形成是人类干扰森林和草地的结果，它本身也正在被人类毁坏。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

第二十二章 冻原

在针叶林带的北面有一个覆盖着苔属、石南属和柳属植物的冰冻平原，它环绕着地球的顶端，这就是北极冻原。在纬度较低的高山地区，有一种相类似的景观，这就是高山冻原。但在南极地区，就没有发育得很好的冻原。在北极地区或高山地区，冻原的显著特征是低温、生长期短和降水量低，因为冷空气只能含有非常少的水汽。

冻原 (tundra) 这一名词来源于芬兰语 *tunturi*，意思是“没有树木的平原”。冻原上点缀着湖泊，并且被河流割切。在地面低湿的地方，有宽阔的藓沼。在高而比较干燥和暴露于风的地区，植物少而分散，地面裸露并覆盖着岩石，这就是寒漠 (fell field)，这是丹麦语 *fioeld-mark* 的英语化名词，即石质荒漠。地衣覆盖着寒漠是高度裸露的高山冻原的最显著特征。

一 般 特 征

冰冻对冻原的自然景观产生很大的影响。冰冻和融化的交替和地层里有永冻层（即永久冻土）形成冻原独特的景色。土壤的底层每年的春天和夏天融化，在秋天和冬天冻结。融化的深度可能不同，从一些地方的几英寸到另一些地方的 1—2 英尺不等。在这些深度以下的土层经常完全冰冻，水分和植物根系都不能穿透。由于水分不能排走，所以这个北极地区的平坦陆地是湿的，并且分布着湖泊和藓沼。这种位于永久冻土上面的蓄水池使植物能够生存在北极地区最干燥的区域。

冻原的典型对称多边形地貌 (symmetrically patterned landforms) 是由冰冻引起的。当地面冻结时，吸持较多水分的细小土壤物质和粘土发生膨胀；在融化时，它们又发生收缩。这种作用使较大块的物质从土壤物质中向上和向外移动，形成多边形的地面。

与季节性高水位有紧密联系的典型无分选型式 (nonsorted patterns) 是冰冻小丘、冰冻疖 (frost boils) 的土堤 (earth stripe) (见图22-1)。冰冻小丘是直径可达 5 英尺，高可达 4 英尺的小土丘，它可能有泥炭，也可能没有泥炭。当表层顶部冻透，封住了下面仍然没有冻结的腐泥时，就形成冰冻疖。由于冰冻疖受寒冷和膨胀，腐泥被压出地表。分布于缓坡上的抬升了的土堤，看起来像是线条形的或者是像滑向山坡的小土梁。它们显然是由于潮湿的土壤越过永久冻土的表面向下蠕动或者流动而形成的。

成形型式 (多边形型式) 是排水较好的地区的特征。它们中最有名的是石质龟裂土纹，它的大小和冰冻强度及物质的大小有关 (Johnson 和 Billings, 1962)。较大的石块被挤压到边缘的地方，而较小和较细的物质，不管是小石块还是土壤，则留在中间。龟裂的型式可能是由于岩块积累在干旱期间产生的干缩裂隙中而形成的，这些裂隙的出现是由于土壤表层干缩。这很像温带地区，在裸露、干燥和紧实的粘土表面也出现的很



图22-1 多边形地面构成冻原地区的特征：(a) 无分选的土堤；(b) 冰冻小丘；(c) 成形的石质网状土纹和成形石质龟裂土纹；(d) 泥流阶地（承 Duke University出版社允许，本图根据1963年Johnson和Billings所作的图修改而成）

流。

在北极地区或高山地区的冻原，有很多特征，使生物群落型（biome）具有独特的性质。冻原的植被在结构上是简单的。植物的种类很少，植被低矮；大多数生物量和功能活动相对地只限于很少的几个类群（见图22-2）。生长和繁殖的季节很短。大多数植物是多年生的，它们的繁殖不是靠种子，而是靠营养体。虽然它们看起来都很相似，但却是很不相同的植物类型。小地形的微小差异会引起水分的很大差异。地形的微小起伏、融雪、冻胀丘和其他条件的综合作用，使各个不同地点的植物群丛产生几乎是无穷无尽的变化（Polunin, 1955）。冻原的年生产力很低，其原因之一是由于生长季节短，一部分是由于温度低，部分是由于养分供应，特别是氮和磷的供应贫乏。养分贫乏是因为寒冷抑制了微生物活动的结果（Warren-Wilson, 1957）。一年中增加的生物量很少，但由于寒冷，分解作用缓慢，能量和养分以有机残体的形式累积起来。动物以长期休眠或有强烈迁移习性为其显著特征。动物的种群，尤其是啮齿动物和捕食它们的食肉动物，在高数量和低数量之间有规律地大幅度波动。

虽然北极地区和高山地区的环境多少有些相似，但它们在植物种类的组成和对光的适应方面并不相同。肾叶高山蓼(*Oxyria digyna*)在北极冻原和高山冻原都有生长，在它的分布区域的向南部分，花的数量不断增加，而根茎的生产量却减少（Mooney and

多裂隙。由于土坡滑动、冻结的压力和土壤向下滑动，使龟裂土纹转变为向山坡下滑的形成长条状土堤。过饱和的土壤在永久冻土上面大量移动形成了泥流阶地，或者叫“流动的土壤”。土壤和岩块的这种逐渐向下滑动最终形成土堤和其他不规则地形。由于冰冻作用而形成的景观，叫做强霜冻侵蚀，它在消蚀北极地区的景观方面比侵蚀作用重要得多。

只有在高海拔和遥远北方的高山冻原才有永久冻土，但冻结的诱发过程——小泥流阶地和石质龟裂土纹——仍然存在。没有永久冻土，是因为土壤比较干燥；只有在高山湿草甸和藓沼才能使土壤的水分状况比得上北极地区的土壤水分状况。高山地区的降水，特别是降雪和湿度，比北极地区的冻原要高一些，但它的陡峭地形引起急速的水分径



图22-2 广阔的北极冻原。照片展示的是国家北极野生生物保护区赛德勒罗奇特河边的一个地区，离北冰洋5英里。注意前景中的冻结龟裂土纹。照片中的美洲驯鹿（北极地区主要的食草动物）是兽群的一部分（照片引自美国鱼类和野生生物保护局）

Billings, 1960）。北面的植物种群在较低温条件下有较高的光合速率，能获得在低温条件下的最大生长速度。高山植物比北极地区的植物对于光线是在较高的光强度上达到饱和点，而北极地区的植物则适应于较低的光强度，它比高山植物要求较长的白天。植物生长的地理位置越靠北，植物在短的光周期条件下生长越缓慢。北极地区的植物几乎完全用无性繁殖的方法；高山植物则用籽苗的方法繁殖。北极地区植物的短命不定根很短，它与根茎平行，而高山植物的不定根则很长，穿透到很大的深度，并且是长命的（见Billings和Mooney, 1968）。

高山矮曲林

在森林让位给冻原的森林线上，分布着一种低矮的、风成型的树林，这就是高山矮曲林，或者叫“扭曲树”（见图22-3）。在北美洲的高山地区，高山矮曲林在阿巴拉契亚山脉发育得最好。在西部的高山区，矮曲林远没有那么明显，因为那里的森林线由于高度很少变缓而几乎突然地消失；大部分树木像旗帜一样——只在背风面保持着树枝。在阿巴拉契亚山脉的高山脊上，尤其是在怀特山脉和阿迪朗达克山脉，树木在远低于森林线的地方就呈现出生长受阻碍的征兆。随着树木的分布向上延伸，生长受阻碍的程度也随之增加，直至扭曲变形和半平卧的冷杉和白桦形成2—3英尺高的像地毯一样的覆盖物，人们不能从其中穿行而过，而且常常稠密得可以在上面行走。在始终受到同一方向风吹刮的地方，树木一直到树顶都受到吹折，就像被剃光的头一样，尽管在树丛的背风面树木比向风面的树木生长得高一些。通常把风和寒冷看作是引起树木变矮和变成畸形的环境条件，Clausen(1965)曾经论证过一些树种呈现“矮曲”化的能力是遗传决定的。最后，环境条件变得甚至对于平卧型的树木也是过于严酷，于是，除了那些扎根在一些高大岩石后面，受到保护的树木之外，其他地方的树木完全消失，接着，出现冻原植被。在一些斜坡上，树木也许能够在较高的海拔上生长在较适宜的地点，但是它们看来



图22-3 在落基山脉森林线上部的植物叫“矮生”只局限于生长在狭小溶蚀坑里的矮小云杉和冷杉。这里的溶蚀坑在冬天蓄积着降雪，低矮的生长形态虽然部分是遗传的，但植物暴露在雪上的部分被风和寒冷所折断和毁掉似乎要被竞争者苔属植物排挤掉（Griggs, 1946）。

高山冻原

结构：植被

一般地说，高山冻原的环境条件对于植物比北极冻原更加严酷；植物对于自然环境的适应性也许比种间的相互关系更为重要。高山冻原是一个强风、大雪、寒冷和温度变动很大的地方。在夏天，土壤表面温度的变动范围为 40°C (104°F) 到 0°C (32°F) (Bliss, 1956)。高山冻原的空气比较稀薄，因此，在晴朗的日子，光照强度，特别是紫外线的照射强度是很高的。

落基山脉的高山冻原是一个具有布满岩石的山坡、藓沼、高山草甸和灌木丛的地方（见图22-4）。尽管北极地区冻原和落基山高山冻原的环境条件相似，但植物种类只有大约20%是相同的，而这些相同的植物种类的生态型却并不相同。在落基山脉冻原没有石楠属植物，也没有地衣和苔藓在其他植物之间大量生长。地衣或多或少被局限于岩石上，在植物之间的地面是裸露的。

在北极冻原很罕见的垫状植物和毡状植物，在高山冻原却是重要的植被。由于低矮和紧紧抓住地面，所以它们能够忍受风的折磨。垫状和毡状植被能保持热量；垫毡状植被的内部比周围的气温可高出 20° 度，这种微气候被昆虫所利用。高山植物的特征是具有能增加植物抗干旱能力的厚角质层、大量的表皮毛和鳞片。这种特征的重要性如何仍有争论。表皮毛看来似乎能吸收和反射高山环境的明亮光线。同时，表皮毛还起捕热器的作用，当气温降至冰冻程度时，它也许能够防止冻害（Krog, 1955），使植物在气温仍然是寒冷时能够发育和开花。



图22-4 落基山脉的高山冻原：(a) 春天，冻原上的生物刚刚开始复苏；(b) 石质龟裂地面

高山植物和土壤在相当复杂的演变梯度和连续统一体上发生变化，这种变化受与风相互影响的地形位置和覆雪所支配（见图22-5）。已经对怀俄明州贝尔图思高原的植被模式进行过研究（Johnson 和 Billings, 1962），并且以它作为落基山脉高山地区的一个例子。在高海拔的、当风的、岩质和无雪地区，只生长地衣，它可能完全覆盖着背风的一面，但在向风面，它们生长得很短小，不比雪的高度高。在暴露得最完全的地点，可能完全没有地衣生长。在生长地衣区域

的下面，是旱生垫状植物群落，它们在向风面比在背风面向下延伸得更远。这种石质的、生长地衣和垫状植物的地区是高山石质荒漠区。在多少有些掩护的地区，生长着水杨梅属的草皮植物，即水杨梅属植物以及和它生长在一起的植物如苔属、羽扇豆属、蓼属和山地水杨梅属植物的草皮状覆盖物。高山草甸发育在有遮蔽的山地的排水良好的土壤上，也发育在较低的潮湿山坡上和盆地上。发草属 (*Deschampsia*) 植物是优势种，它常以纯植物群丛的方式生长。这些草甸受霜冻和裹鼠的为害相当大。高山藓沼的生物群落和北极冻原的藓沼完全相似，它生长着苔属和羊胡子草属植物。稠密的和高度非常一致的柳属灌丛，沿着排水道和在高山谷底上生长。

在高海拔的阿巴拉契亚山脉的高山冻原远不像落基山脉那样寒冷和那样受强风的吹

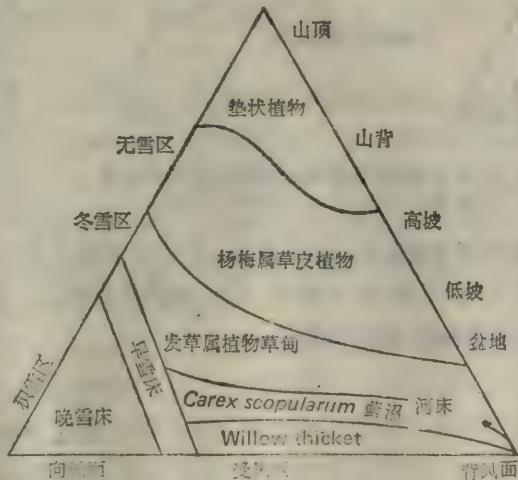


图22-5 怀俄明州贝尔图思高原西部高山冻原的主要植被类型与山坡覆盖物及山坡位置的关系图式（经 Duke University Press 的同意，引自 Johnson 和 Billings, 1962）

刮。冻原的面积很小，在山脉西部没有种类繁多的生物种。实际上，在各个地区之间，植物区系几乎没有相似性。东部高山冻原的植物区系和北极冻原、斯堪的纳维亚半岛以及欧洲中部的高山植物群落之间有密切的亲缘关系。

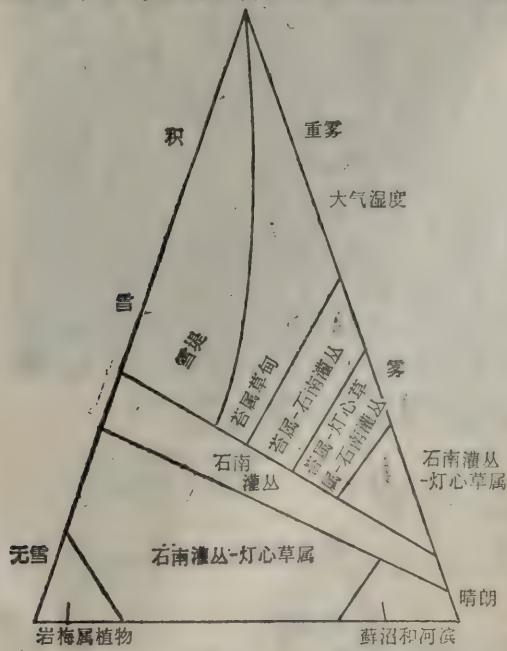


图22 6 新罕布什尔州总统山脉高山植物群落和雪、
大气湿度的关系图式（引自Bliss, 1963）

甸，顺坡向下被苔属-矮小灌木-石南属群落所取代。在高程较低的山坡，这种群落又被苔属-灯心草属-矮小灌木-石南属群落所取代。在低海拔地区，另外两种群落——河滨群落和藓沼群落很普遍。

结 构: 动 物

在世界的山脉中，像岛屿一样向上突伸的高山冻原的面积很小，并且只有少数特有的生物种。在北美洲西部的高山地区，居住着鼠兔、旱獭、石山羊（事实上它完全不是山羊，而是和南美洲岩羚羊有亲缘关系）、盘羊和驼鹿。盘羊和驼鹿在高海拔的高山草甸度过夏天，冬天则在较低的山坡上度过。旱獭是一种山地土拨鼠，它在冬天期间冬眠；鼠兔则咬断青草，堆成很小的干草堆使之干燥以越冬。有些啮齿动物，如䶄和囊鼠，在冬天期间停留在雪层下面。囊鼠是很重要的动物，因为它的活动对高山植物的类型有影响。挖掘地洞的囊鼠由于啃食根系和将土壤抛出地面而伤害植物的生命，使苔属植物和垫状植物死亡，因而其他植物就在这种风积砾质土上生长起来。这些先锋植物囊鼠不喜欢吃，于是，这种啮齿动物迁走；垫状植物因而重又恢复生长，有机物质又重新积累，苔属植物也缓慢地恢复。苔属植物一经恢复，囊鼠又重新迁回来。

高山地区有不少昆虫。蝇类和蚊子很少，但跳虫、甲虫、蚱蜢和蝴蝶却很普遍。由于经常有风，蝴蝶贴近地面飞翔；其他昆虫有短翼或者完全没有翼。昆虫发育是缓慢

在新罕布什尔州的总统山脉的冻原中已经鉴别出九种植物群落 (Bliss, 1963)。这些群落的分布区有两种梯度, 一种是雪层厚度逐渐增加, 另一种是湿度逐渐增加 (见图22-6)。在当风的地方, 冬天的积雪很薄或者完全没有雪层, 生长着岩梅属 (*Diapensia*) 植物, 它是一种矮小的生草丛状的灌木。在雪层变化不定的广阔地区上, 生长着矮小的灌木-石南灌丛-灯心草属植物群落、矮小的石南灌木丛——熊果、越桔和拉普兰夹竹桃, 在厚雪层融化得早的地方是优势植物种。在盛行风向风面的东面和东南面山坡, 最普遍的是雪堤植物群落。第二种梯度, 即夏天的大气湿度、土壤湿度和雾的增加梯度, 在很大程度上被限制在较高山峰的北面和西面上。海拔最高的是苔属草

的；有些蝴蝶可能需两年才能成熟，而蚱蜢则需三年才成熟。

北 极 冻 原

结构：植 被

尽管有独特的气候和许多特有物种，但北极冻原并没有它自己独特的植被类型。因此，冻原这个词不像普列利草原、落叶林或者热带雨林那样含有植被结构的意思。实际上，冻原在结构上是属于草地。

在北极冻原，只有经得住土壤不断的融冻为害、风的吹刮、风力吹刮起来的土壤颗粒和冰粒的摩擦的那些生物种才能够生存下来。在排水良好的地方，石南灌丛、矮小的柳属植物和桦树、干地苔属植物和灯心草属植物、草本植物、苔藓以及地衣等覆盖着地面。在最干燥和最暴露的地方——平顶圆丘、波状丘陵地和低平卧阶地，通常都覆盖着粗砾石质物质，经受着极端严酷的冰冻作用，植被稀少，并且常常只局限在小的洼地里。植被的组成是稀疏的石南和山地水杨梅属的植物丛，以及生长在岩石上的壳状和叶状地衣。柳属植物、桦树和石南生长在排水良好、质地较细的土壤上，在它们中间生长着禾草类植物、苔属植物和草本植物。

但是，北极冻原普遍得多的典型植被是羊胡子草-苔-矮小石楠的复合体（Hanson, 1953）。波状地上可能生长地衣、柳树、乌饭树和拉布拉多茶树。洼地覆盖着苔属—沼泽植被，其他地方生长着羊胡子草生草丛。在生草丛之间的空地可能长满泥炭藓，其上部生长着矮小灌木；在其他一些地方，苔和羊胡子草上可能长满泥炭藓。在淡水沼地中的土丘和波状地上，在排水良好的圆丘和坡地上，在雪堤融化迟缓的地区里，在河流沿岸和在沙质海滩及砾质海滩上，生长着草地类型的植物。

北极冻原独特的自然条件部分地是由三种相互作用的自然力引起的：永久冻土、植被和热量的传导。永久冻土对温度的变化是很敏感的。任何自然的或人为的干扰，不管如何轻微，都能引起永久冻土的融化。由于永久冻土本身是不透水的，因而它迫使所有水分在永久冻土层上面运动。因此，即使降水量很低，表面水也是十分明显（见Brown和Johnson, 1964; Brown, 1970）。植被的荫蔽能减少土壤的加热作用，保护了永久冻土。植被在夏季能减缓土壤的变暖和融冻，在冬季则增加土壤的平均温度。如果植被被清除掉，那么土壤融化的深度是仍然保有植被地区的1.5—3倍。累积起来的有机质和植物残体在夏季进一步减缓了土壤的变暖，其作用甚至超过植被的覆盖。因此，植被和它的有机残体阻礙了永久冻土的融化，起着保存永久冻土的作用（见 Pruitt, 1970）。相反，永久冻土使土壤变冷，减缓植物的地上部分和地下部分的生长速度和土壤微生物的活动性，它还使土壤的通气性低劣和养分含量贫乏（Trytikov, 1959）。永久冻土越靠近地面，这种影响就越明显，它使植物形成浅的根系，减少树木的抗风能力。³永久冻土对植物的影响是如此显著，以致可以利用这种影响绘制出永久冻土的分布区域图。

结构：动 物

北极冻原尽管动物的种类很少，但仍有一些非常令人感兴趣的动物。北极地区的动物绝大

部分是环极分布的，虽然栖居在北美冻原的动物种类不同于栖居在欧洲冻原的动物种类，但它们之间有非常密切的亲缘关系。例如，北美洲荒芜地区上的美洲驯鹿 (*Rangifer caribicus*) 和欧洲驯鹿 (*Rangifer tarandus*) 就是很相配对的两种动物，虽然有人认为两种动物是同一种生物种。麝牛 (*Ovibos moschatus*)、北极兔 (*Lepus arcticus*)、长尾黄鼠 (*Citellus undulatus*) 和北极狐 (*Alopex lagopus*) 在北美冻原和欧洲冻原是共有的。此外，北美洲冻原的鸟类有大约75%在欧洲冻原也很普遍(Udvardy, 1958)。

麝牛和北美驯鹿是主要的大型食草动物。夏天，麝牛以谷地和平原上是禾草、苔属和矮柳为食；冬天，它们迁移到当风的丘陵上，那里的积雪很少。它们是成群地缓慢移动的食草动物。美洲驯鹿是流动的食草动物，夏天，它们散布在整个冻原，以苔属和禾草类植物为食，冬天，它们向南迁移到泰加群落 (taiga) 吃地衣。中等大小的食草动物有以矮柳为食的北极兔。在冬天，野兔散居在整个地区，在夏天，它们集中在比较局部的地区，褐色的旅鼠 (*Lemmus trimucronatus*) 是遍布于许多北极冻原的最小的和占优势的食草动物，它以鲜绿的苔属和禾草类植物为食。旅鼠整年都在雪下繁殖，有3—5年的种群周期。这种啮齿动物的密度在高峰时可高达每公顷125—250只，在低潮时可少至每公顷3—5只。食植性鸟类比较少，主要是雷鸟和迁移性的雁类。

主要的北极食肉动物是狼 (*Canis lupus*)（北极熊是海洋性的捕食性动物）。狼捕食麝牛和美洲驯鹿，当它们的数量很多时，也捕食旅鼠。中等大小的捕食性动物有北极狐，它们捕食北极兔。最小的捕食性哺乳动物是倭伶鼬 (*Mustela rixosa*) 和白鼬 (*Mustela erminea*)，它们主要捕食旅鼠、鸟蛋和雏鸟。主要的捕食性鸟类是雪鸡 (*Nyctea scandiaca*) 和象鹰一样的中贼鸥，它大量地捕食旅鼠。除了狼群在没有人类捕杀的条件下它的种群保持相对稳定之外，绝大多数的北极捕食性动物的数量随着旅鼠的繁茂和衰减而上升和下降。

有广阔的积水洼地和藓沼的北极冻原，是大量水禽、鹬和鸻常去的地方，它们在冰雪融化时来到这里筑巢居住，在冬天来到之前回到南方。

无脊椎动物很少，两栖动物和爬行动物也是这样。在赫德森湾周围的北极冻原有一些腹足类软体动物。昆虫减少到只有很少几个属，但数量很多，特别是在7月中旬。虫群是由蚋、虻和蚊子组成 (Shelford和Twomey, 1941)。

北极冻原动物的颜色主要是白色。在高极地，动物的白颜色很普遍，并且整年都保持白色，就象北极熊、北极狐和较大的雪雁一样。另外有一些生物是二态的，灰隼在高极地是白色的，在低极地则是灰色的，在副北极带又是浅黑色的。有些动物的颜色黑白交替变换，在冬天是白色，在夏天是浅黑色，这和冬天的气候和白色的程度有关。例如，北部低山区的雷鸟冬季的全身羽毛从来没有变成完全是白色的，因为它的背上有着明显的浅黑色；雷鸟在高极地和低极地冬天是纯白色。雪鹀也表现出同样的相关性。在西伯利亚越冬的，羽毛边缘是奶油色的鸟类，在中欧和北美洲越冬的，羽毛边缘的颜色却是浅黄色的。动物普遍白色的原因还不完全清楚，白色有利于捕食性动物和被捕食的动物隐蔽自己，以前曾经认为白色能够减少身体散热，但最近的实验指出，这显然是不真实的 (Hammel, 1956)。

在北极冻原，动物的活动与短促的夏季和漫长的冬季相适应。虽然雌北极熊在雪里做窝产仔，但长尾黄鼠是唯一的冬眠动物。长尾黄鼠只是在5—9月才是活跃的。春

天，它们从洞穴里出来后几乎立刻就交配，经过25天的怀孕期之后于6月中产下幼仔。到7月中，幼黄鼠就独立生活并且达到成年鼠的体重，到9月末和10月初就准备好冬眠（Mayer, 1960）。在一些北极鸟类中也发现有类似加速发生的生命周期。由于白天很长，北方歌鸲一天有21小时喂养它的幼鸟，幼歌鸲生下刚8天就可以离开鸟窝，这和它生在温带地区时需要13天以上才离开鸟窝形成鲜明的对照（Karplus, 1949）。那些不能忍受严寒的生物种就迁移到较温暖的比较有保护的地区。

整个冬季都留在北极冻原的动物，利用几种生理上的适应性来战胜寒冷。无脊椎动物在幼体和蛹的阶段度过冬天，但有少数种类能够在冰冻中存活下来，例如轮虫纲动物和潜水甲虫就是这样。较大型的哺乳动物和少数越冬的鸟（如雷鸟和金翅雀）以及海洋哺乳动物在皮下有厚层的脂肪，有长而密的毛皮或羽毛，能提供良好的隔热作用。血管供应是另一种保存热量的方法。许多北极哺乳动物和鸟类的肢体里有很大面积动脉系统紧紧靠近静脉系统。动脉输送温暖的血液，将热量传递给回流静脉血液，使肢体降温，将热量输送回身体，从而代替了将热量散失到环境中。

功 能

在北极生态系统，第一性生产量是低的。苔鼠、羊胡子草、石南和灌木-石南群落的地上部分每年的净生产量为40—110克/米²。苔属和苔属-禾草草地每年的地下净生产量为130—360克/米²（简要的报道见Bliss等，1973）。这种情况突出说明冻原的一个重要功能：植物生长大部分是在地下进行。活的植物地上部分现存量与活的植物地下部分现存量的比率为1:5—1:11，活的根系占总根量的60%。在矮灌丛和灌丛冻原，植物的地上部分或者茎干与根的比率的变化范围为1:4—1:10。一些很有价值的资料指出，植被的地上部分第一性生产量每天的生长速率为0.9—1.9克/米²，其第一性生产量的效率在生长季节为0.20—0.5%。这种生产速率比得上温带生态系统的生长速率，但它的生长季节太短，只有50—75天，因而一年的总生产量就大为减少。北极冻原的植物能最大限度地利用生长季节和光，当午夜的光度达到中午光度的十分之一时，就能进行光合作用。桤木和蓝藻固定的氮素和主要随雨水下降的氮，分别占输入的总氮量的68%和29%。在逕流水中的溶解氮和反硝化作用占氮损失量的大部分。大约占总输入量81%的氮素被贮存在这个生态系统中（Barsdate和Alexander, 1973）。

在加拿大和阿拉斯加冻原，初级消费者，即以麝牛和北美驯鹿为代表的有蹄类食草动物的平均现存量是0.17公斤/公里²。和非洲热带稀树草原的140公斤/公里²比较是很低的。夏天，麝牛每公斤体重须消耗大约30—34克植物，并且有56%的同化率。成年旅鼠每克体重消耗大约0.32克的干物质，幼旅鼠则为0.53克。成年旅鼠在夏季消耗它们体重的170%，幼旅鼠则为200%，同化率为37%。旅鼠是非常高效率的吃草动物，当数量很多时，它们能够消耗3—48克/米²的初级生产量。由于这些动物使枯枝落叶层减少，因而减少了土壤的隔热作用，增加融化的深度。因此，旅鼠能够影响冻原植物群落的组成和性质。

捕食食草动物的是食肉动物。北极狐在夏季一天消耗的热量为268—447千卡/公斤，冬季为54.5—72.2千卡/公斤。北极狐是高效率的同化者，它排出的粪便很少超过摄取

总能量的5%。有一位调查者(Speller, 引自Bliss, 1973)估计, 从5月份的第一天到9月份的最后一天, 一只北极狐需要消耗相当于40028克的旅鼠, 40030克的雪鸮和203.46公斤的北极兔。鼬鼠一天要消耗一只大于28克的旅鼠。作为非常有能力的捕食动物。鼬鼠可捕食旅鼠种群的20%。另一种捕食旅鼠的动物是雪鸮, 它在冬季一天需要4—7只旅鼠作为食物。因此, 捕食动物不仅是一种迫使旅鼠种群下降到低水平的力量, 而且捕食动物本身也强烈地受旅鼠稀少的影响。当旅鼠的数量很少时, 北极狐的繁殖就衰退, 雪鸮就不能在北极冻原上生存, 迫使它向南迁移, 从而面临捉摸不定的命运。

冻原上的大部分生产量要经受分解生物的分解作用。冻原土壤有各种各样的土壤细菌: 铁的氧化菌, 固氮菌, 氨的氧化菌, 硫的还原菌和酵母菌。细菌的数量差不多和温带土壤一样丰富。真菌的数量和温带土壤也一样多, 和温带的细腐殖质土和粗腐殖质土相比较, 冻原土壤中有同样多的甚至更多的菌丝体。和其他陆地生态系统一样, 真菌比细菌重要得多。但是, 像第一性生产者一样, 分解生物的活动力受到寒冷的限制, 对苔属植物分解速率的研究表明, 第一年干重的损失为19%, 第二年为12%。苔藓的分解速率是1.3% (Bliss等, 1973)。

在北极生态系统中, 能量流动的主要途径之一是从植物到野生动物、人类和狗。但由于与白种人的现代交往, 爱斯基摩人不再依赖野生动物。雪橇狗已被履带式雪上汽车所代替(由于能源问题它可能重新被雪橇狗所代替), 打猎和设陷阱捕捉野生动物的经济活动已被货币经济所代替——全部或者部分时间在工作。现在, 有一种比较大的能量输入, 即以罐装商品和矿物燃料的形式来自温带地区。能量以毛皮和手工艺品的形式向南方输出。

人 类 的 影 响

多少世纪以来, 遥远而环境险恶的北极地区逃脱了西方白人的掠夺。现在, 北极地区的资源, 特别是石油, 是人类所需要的, 这个地区正面临着环境的恶化。人类的影响可能是严重的, 因为冻原是一种对于干扰很敏感的、易受破坏的生态系统。

永久冻土对整个北极冻原生态系统有支配性的影响, 对植被的任何扰动都能影响永久冻土, 并进而影响冻原的生态系统。人类的活动降低了植被隔离永久冻土的效果, 导致永久冻土的消退和融化。在北极的整个宽广地区, 永久冻土是处于如此脆弱的平衡状态, 以致即使是很小的扰动也能够引起灾难性的后果。小路的使用哪怕只有一个季度, 就可以没有变化地保持几十年(Mackay, 1966)。频繁的车辆来往割切了冻原。在阿拉斯加已经通行专为北极地区设计的较轻型履带式车辆的地区, 其通行道路已经融化, 并被侵蚀成10英尺深的冲沟。在四十年代被海军机具在北极坡地上压出来的小道已被侵蚀成20英尺宽, 10—15英尺深和几英里长的冲沟。

人们对于横跨冻原的输油管道的影响感到关切。油管埋在永久冻土中的6英尺深处, 加热至80°C (176°F), 几年内融化出一个直径为20—30英尺的圆筒形区域, 20年内在阿拉斯加南部的永久冻土融化的深度达40—50英尺, 在阿拉斯加北部则为30—40英尺深。如果温度保持在30°C, 融化程度只将减少30—40% (Lachenbruch, 1970)。使管道隔热增加了石油的温度, 而不是减少冻土的融化。

北极地区的野生动物特别容易受到人类活动的损害 (Holloway, 1970; Pruitt, 1970; Uspenski, 1970)。陆地的开发，特别是水电站的建设和矿物的开发，威胁着巢居和越冬的场所。输油管道、铁路和公路会阻碍美洲驯鹿的迁移 (Klein, 1971)。石油对陆地和海洋的污染会造成特殊的问题。人类的干扰和狩猎活动的日益增加，不管是合法的还是非法的，都会减少捕猎动物的数量。火灾可能变得比较频繁。火灾已经毁坏了驯鹿赖以生存的大片地衣分布区域，这在北极地区已经成为一个问题。地衣分布区的毁坏和在加拿大令人不安的驯鹿减少有关。众所周知，这种状况由于火灾使地衣恢复缓慢而变得更加严重。

由于北极生态系统的环极性质、开发利用的全球性影响以及它的野生动物的国际性分布，因此，正如Uspenski (1970) 所写的那样，北极生态系统的保持是一个国际性问题：

“北极地区生态系统的特性——它们的单纯性和不稳定性、它们非常容易受人类经济活动损害的特性、它们的易变成分的地理分布特性，很自然地使得就整个北极地区的自然综合体，特别是那些保护问题已超出各别国家的那些物种签订更广泛得多的国际协定的必要性显得更加突出。”

摘 要

纬度较低而海拔很高的高山冻原和在遥远的北方森林线北面的北极冻原之间，既有相同之处，也有不同的地方。两者都是低温、低降雨量和短的生长季节。都有冻土的景观和生长形状低矮、生长速度缓慢的植物类型。北极冻原有一层永久冻土层，高山冻原则很少有。北极冻原的植物比高山冻原植物需要较长的白天，并且是营无性繁殖的，而高山冻原植物则用种子繁殖。在北极冻原的大部分地区，优势植物是羊胡子草、苔属植物和矮小的石南灌丛。在高山冻原的暴露地区，优势植物是能够忍受风的折磨的垫状植物和毡状植物，而羊胡子草和其他冻原植物只局限于生长在有保护的地区。在森林线分布着高山矮曲林，这是一个发育受阻碍、风成型林木生长的地区，高山矮曲林的生长形状可能是遗传所决定。净第一生产量很低，大部分植物生长是在地下进行的。北极冻原植被能最有效地利用生长季节和阳光，它们在午夜当光线强度即只有中午水平的十分之一时也能进行光合作用。尽管有食草的有蹄类动物和啮齿动物群，但大部分生产量仍为分解生物所消耗。

〔洪庆文译 孙儒泳校〕

第二十三章 森林

在世界上所有的植被类型中，恐怕没有比森林分布更广泛（至少在一个时期内）或更多样的类型。尽管森林类型十分多样，但它们都具有某些共同的特征。由于巨大的地上生物量 (above-ground biomass) 占优势，森林具有能为广泛的种的集合提供生境的多层结构。

结 构

成 层 性

由于森林植被生活型的多样性，森林通常按高度划分成层（见图23-1）。混交热带雨林包括五个地上层次。最上层，或A层，由那些高达35到42米的乔木组成，它们浓密的林冠伸长到森林其余部分之上形成不连续的林冠层。在这一层之下是20米高的矮乔木组成的，仍然不连续的B层。A层与B层彼此间不能清楚地分开，二者共同形成了几乎全部林冠。最矮的乔木层，即C层，是连续的并且通常是浓密的一层，不象A层和B层，C层是很容易被分开的，D层，由灌木、幼树、高草和蕨类组成。在浓密的林荫下总是发育很差，E层，或地表层是由树木实生苗及矮草本植物构成。

高度发育的异龄阔叶落叶森林通常由四个层次组成（见图23-2）。A层，或上层林冠由优势林木或等优势林木组成，相当于热带雨林中的A、B二层。此层之下是相当于热带雨林中C层的矮乔木林冠。再向下是D层或灌木层，以及由草本植物、蕨类和苔藓组成的地方层（E层）或草本层。其组成随季节变化而变，从春季由延龄草属 (*Trillium*) 和獐耳细辛属 (*Hepatica*) 植物组成到秋季具有紫菀属 (*Aster*) 和菊科植物组成。

同龄林分，通常是由于火烧、皆伐以及其它的干扰的结果，因为浓密的荫蔽而一般林冠下各层均发育极差，矮乔木层和灌木层很稀疏，地表层通常发育很差，除非是在小块的空地上（见图23-3）。落叶阔叶林的成层性与针叶林的层次多少有些相似，在这些针叶林中，较低的层次也发育很差，并且地表层是由大量的蕨类和苔藓组成，只有非常少量的草本植物（见图23-4）。可是，老的北美油松林分可能只有三层：即上层林冠，乌饭树组成的灌木层和稀疏的草本层。班克松林分可能有四个层次：即班克松组成的上层林冠，后侵入的硬阔叶树种组成的矮乔木层，矮灌木和高草层以及由禾草和苔草组成的矮草层。

环境成层性

一片森林就如同一块铺在大地上的地毯，其顶部接受着全部风、雨、太阳的影响。

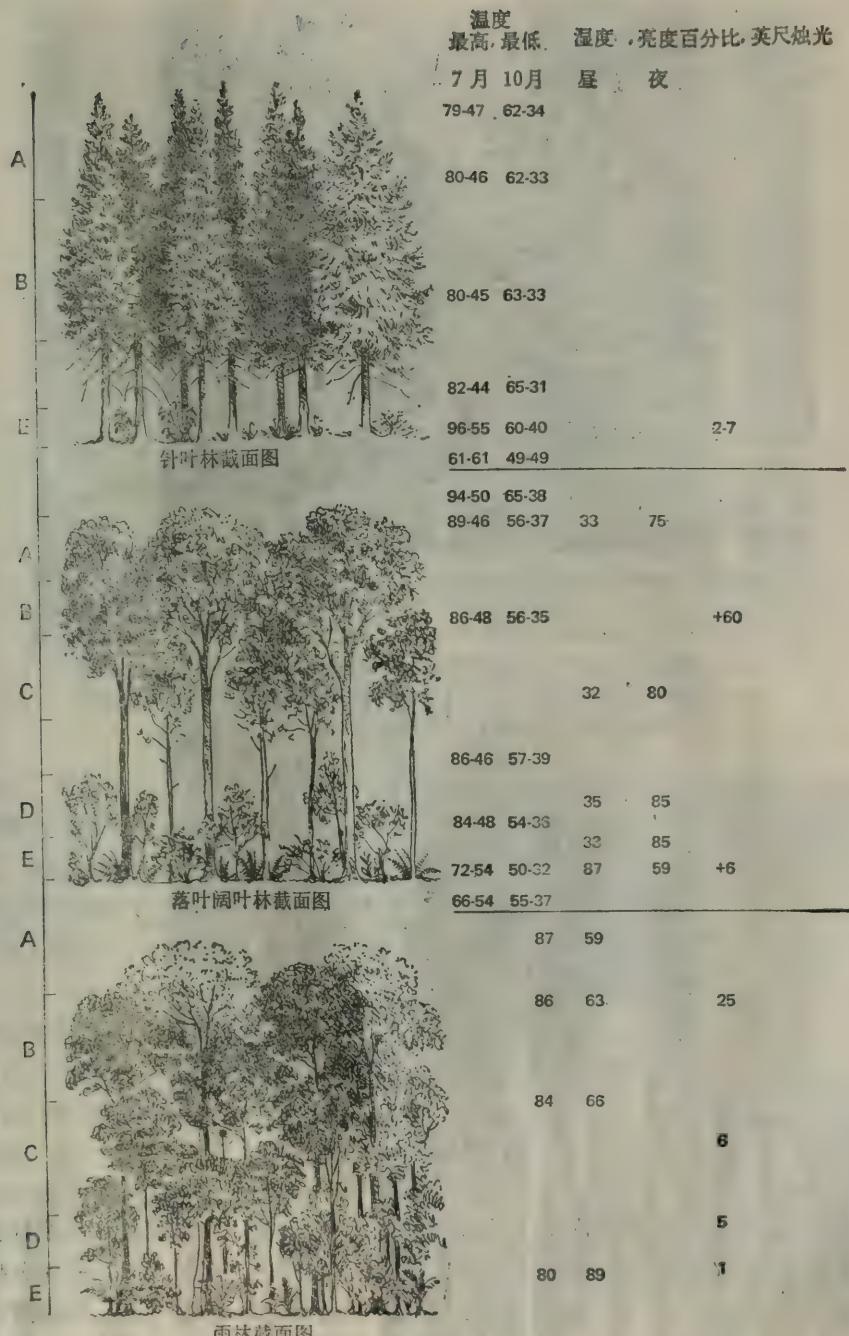


图23-1 针叶林、阔叶林和热带雨林的成层现象(资料来源: 针叶林: Atkins, 1957; Fowells, 1948; Vezina, 1961。阔叶林: Christy, 1952; McCormick 1959。雨林: Davis和Richards, 1933)

各个不同的层次部分地取决于光和湿度, 同时它们又改变着从林冠到林地的环境。在这里, 光和温度的成层性与在一些水生群落中同样显著。



图23-2 从皆伐迹地上看一片阔叶林，表示森林群落垂直成层现象的特点



图23-3 在阿巴拉契亚硬叶阔叶林中，一极好的森林境地上的人工65年生同龄林分。已经经过两次疏伐（美国林业署供图）

光 在全光的沐浴下，林冠的最上层是森林中最明亮的部分。从这里通过森林各层向下，光强度渐次降低到只及全光的一小部分（见图23-1）。在一片栎林中，正午时分仅有百分之六的阳光到达林地，光的明亮度仅及上层林冠的百分之四。松林一般形成浓密的上层林冠，它阻止了如此之多的日光以致使较低层次不能发育。北美油松、弗吉尼亚松和班克松具有相当稀疏的林冠使得到达林地的光比栎、山核桃、山毛榉或槭树林还要多。但在云、冷杉林中，情况就不同了。由间隔很大的塔状树冠构成的上层林冠，是稀疏的而且相当明亮，而较低层则是最密的，且截住大部分阳光（见图23-5）。

林内光强度有季节的变化，落叶阔叶林中这种变化最大，在3月和4月叶子长出前，林地接收到最大的光照，其次较低一些的高峰出现在秋季。最暗的时期是仲夏。在



图23-4 在针叶林中，下木层或较低层通常发育不良并且有一个主要由蕨类、苔藓和少量草本植物组成地被层。在花旗松幼龄林分中，择伐的林木正在运出以促进保留下的林木的生长（由美国土壤保持署供图）

针叶林中，由于林木不落叶，因而一年四季光几乎都是以相同的数量减少着。在这里仲夏时节光照度最大，此时太阳高度最大，而冬季光照度最低，此时入射阳光的强度最小。

湿度和水分 森林内部是一个潮湿的地方，这是一个很快就会被那些盛夏时在树林中工作的人们发现的现象。由于植物的蒸腾以及空气流通很差，这里的湿度很高。森林内部湿度的变化部分是受下层发育的程度影响的。在这些层次中叶子使周围空气的水分增加，并增加了叶表面的湿度。因而从林地到林冠存在着随层次的增加而湿度下降的现象。在白昼，当空气增温且其持水能力增加时，相对湿度最低。在夜间，当温度和空气持水能力下降时，森林内的相对湿度和空气持水能力下降时，森林内的相对湿度则上升。整个森林中最低的湿度是处于林冠以上几英尺的地方，那里空气流通情况极佳。而最高的湿度则出现在靠近林地的地方，这是地面的水分蒸发和上层冷空气下降的结果。



图23-5 圆锥型林冠的云杉具有相当稀疏的上层林冠；林冠最密处位于 $1/2$ 到 $2/3$ 树高处

进入森林的降水，在它到达地面以前一定要穿过林冠。一个夏季长满树叶的林子，能够阻截一场夏季小雨的相当大部分。被阻截的降水量取决于森林的年龄和类型（见图23-6）。一般说来，针叶林在一年中要比硬叶阔叶林阻截更多一些的降雨。例如成熟的

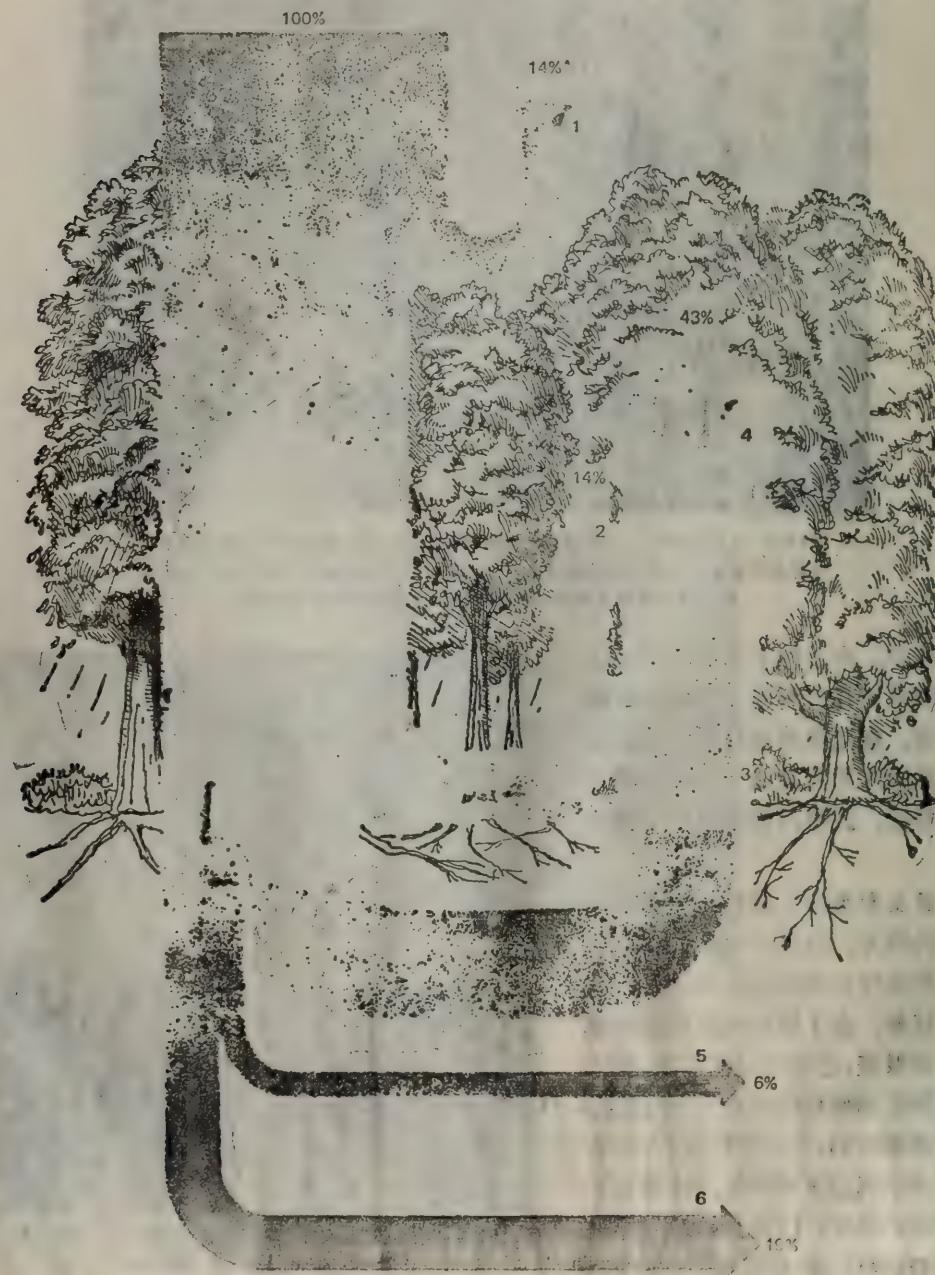


图23-6 苏联的一块200年生栎林的年水分分配图。(1)林冠截留量; (2)地表的蒸发和蒸腾量; (3)表面径流量; (4)林木蒸腾量; (5)土壤渗入量; (6)土壤水分的流失量(引自A.A.Molchanov, 1960, *The Hydrological Cycle of Forests*, Israel Program for Scientific Publication, Jerusalem)

松树林分可以阻截百分之二十的夏季降水量以及百分之十四到八十的全年的降水量，而一个栎林则阻截百分之二十四的夏季降水和百分之十一的全年降水量（Lull, 1967）。

在夏季，小雨时森林能够阻截比大雨时更大部分的降水。在小毛毛雨时，雨不超过林冠的贮水能力。被树叶保住的水随后就蒸发或象溪流一样从叶子流到叶柄、小枝到树干。然后这些水进入树干基部周围较窄的土壤之中。在冬天，硬叶阔叶林和落叶阔叶林只阻截很少的降水量。

穿到森林的降水量在经过林冠时就变化了。雨量在靠近树干处比任何地方都要小，且降水量随着树冠从中心向外而增加（Stout 和 McMahon, 1961），这是一个通常在生态学研究中未被发现的现象。穿过林冠进入林内的降水量还可以随着大雨的方向而变化。

温度 最高的温度是处于森林的上层林冠，至少在落叶阔叶林中是如此，这是由于这一层阻截了太阳辐射。温度随着进入下层而降低。从枯枝落叶层到土壤下降最快。

在针叶林中的温度梯度似乎趋于与落叶阔叶林中的相反，尤其是在那些由类似云杉外形的树木组成的森林中。在这些林分中，上层林冠的温度最低，也许是由于较为旺盛的空气对流，因而经过几层到林地温度反而增加。

在24小时的日周期中，温度梯度是变化的。在夜间，从林冠到林地温度是较一致的。这是由于辐射在林冠处发生最直接；当空气冷却时，温度下降，而林冠下较温暖的空气使其稍稍变热。在白天，空气变热，并且到了午后温度成层性变得最为明显。在雨天里，由于水从较暖和的空气中吸收了热量并传递给较冷的空气，各处的温度多少相等。

温度分层现象随季节而变（Chrisdy, 1952），秋天当树叶落下林冠稀疏时，各个不同层次的温度就更急剧地升降。最大的温度下降幅度是从林冠向下，但到了枯枝落叶层表面温度又上升了。这时不再被上面林冠庇荫的土壤，比夏季吸收和辐射更多的热量。在枯枝落叶层这个绝热层下，温度下降直达土壤。因而可能在温度梯度中有两个温度极大值，一个是在林冠，另一个则是在枯枝落叶层的表面。冬季，从林冠到达小乔木层，温度下降，在有些森林中，温度在这一层上升，然后在枯枝落叶层表面下降。从这里向下深入到土壤之中温度迅速上升。在春季，情况变化很大，最高温度在枯枝落叶层表面测得，在一年的这个季节中，这一层阻截了太阳辐射，从而自此向上到林冠，温度下降。

风 任何一个在大风天气进入森林的人都会很快地感觉到森林减低风速的作用是如何之大。森林对于风速的作用随着林分的高度和密度以及树冠的大小及疏密不同而异。大体上说在林内风速可以被减低百分之九十，而靠近地表的风速通常只有林外的百分之一到二（见图表23-7）。在稀疏和主伐林分中以及冬季在落叶阔叶林分中，风速要大于在密度大的林分和在针叶林之中；针叶林在减低风速上作用最大。

在林缘风被提升到林木上面，在那里粗糙不平的林冠减低了风速（见图23-7a）。在林内，风速并非总是林冠以上风速的一个固定百分比，例如在中午，当温度上升到最高时，由于林冠以上的风速增加，这个百分比就下降（见图23-7b）。

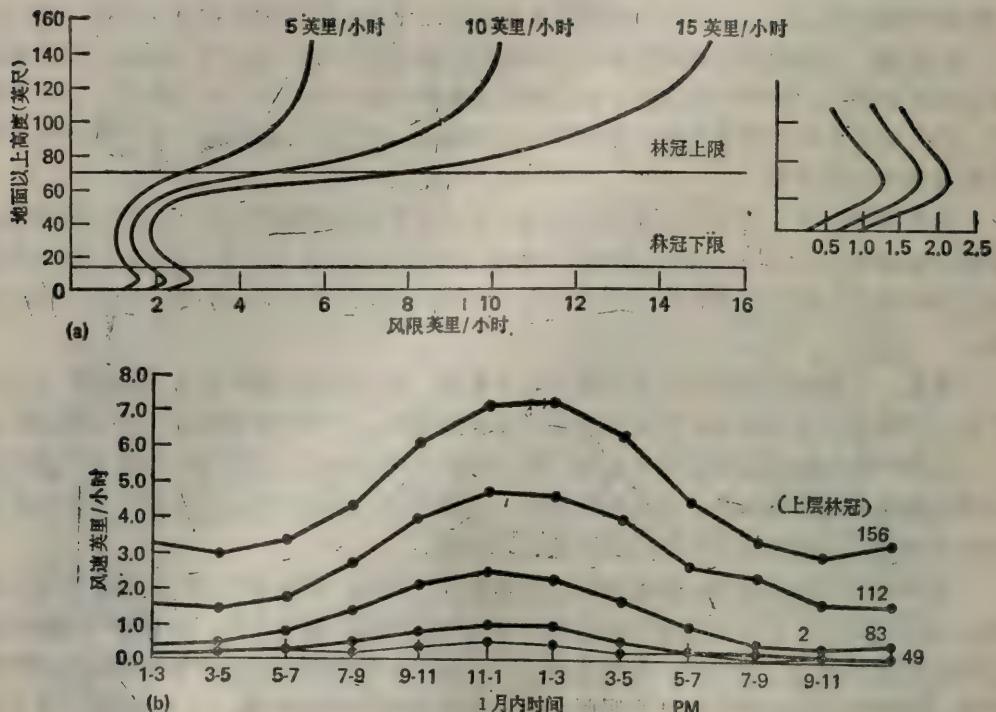


图23-7 风速比较。 (a) 当受到针叶林冠影响时，在地面以上142英尺高度测得的，风速分布分别为每小时5, 10, 15英里（引自Fons, 1940）。 (b) 在爱达荷州北部的具有雪松下木层的针叶林内，6月份一天的平均风速（据1938, 1939, 1940年的资料）。注意风速在地表附近降低（引自Gisborne, 1941）。

动 物 生 活

落叶阔叶林和针叶林

虽然落叶阔叶林和针叶林，除了某些例外，包括不同种类的动物，但是动物的生态位以及其适应性是相似的。一般来说，动物的多样性是与植物的成层性及生长型相联系的。有些动物与某单一层次结合或一生中大部分时间在该层，而另外一些则在两个或更多的层次中活动。节肢动物尤其限制其活动于一个层次中 (Dowdy, 1951)。密苏里州栎-核桃林中全部节肢动物，百分之六十七的种只生活在一个层次中，在北美圆柏 (red cedar) 林中有百分之七十八限制于单一层次中。一般没有一种节肢动物生活于全部层次之中的，并且仅有百分之二的种生活于四个层次之中。

在地表层紧靠地表层的下面，可以观察到这是动物最集中的地方以及生活差异最大的地方。许多动物，尤其是土壤无脊椎动物，生活在地表层的下面。其它的动物——鼠类、鼩鼱、黄鼠 (ground squirrels)、狐狸——在土壤中打洞或寻食，但是它们大部分时间还是在地表面的。大型哺乳动物生活在地表层，它们以草、灌木以及矮树为食。鸟类则非常自由地在许多层之间飞行，但尽管如此，还是有一些限制的。披肩鸡 (ruffed grouse)、云杉松鸡 (spruce grouse)、黑枕威森莺 (hooded warbler) 以及橙

顶灶鸟 (ovenbird) 基本上占据着地表层，但可能也到树上去寻食，栖息或占领地域 (advertise territory)。有些无脊椎动物，例如蜈蚣和蜘蛛，晚上到湿度合适时就爬到上层，其垂直迁移有些类似于湖泊、海洋中的浮游生物的垂直活动 (Dowdy, 1944)。

其它种类占据着上边的层次——灌木层、矮乔木层以及林冠层 (见图23-8)。红眼绿雀 (red-eyed vireo) 生活于东部落叶阔叶林中的矮乔木层中和下层林冠中的矮木上。橙胸林莺 (blackburnian warbler) 和猩红比蓝雀 (scarlet tanager) 居住于上层林冠，在那里它们很难于被发现。飞鼠 (flying squirrel) 和长尾攀鼠 (tree mice) 这些哺兽生活在树冠层中，而啄木鸟 (woodpeckers)、鶲 (nuthatches) 和爬行鸟 (creeper) 则生活在灌木层与林冠层之间全是树干的开阔区域。在欧洲森林地区已经做了大量有关于鸟类生活成层性的进一步调查，在那里，有一位生物学家 (Turcek, 1951) 发现在栎-鹅耳枥林中有百分之十五的鸟类在地面上筑巢，百分之二十五在灌木和高草层、百分之二十九在林冠层筑巢。总体中有百分三十三占据着林冠层，那里有更多的



图23-8 在怀俄明州的云杉-冷杉林中某些鸟类的取食生态位

生态位明显地是可用的；但是这些种群的生物量却低于那些地面和灌木种群的生物量。地表面毕竟是百分之五十二的种类的采食地；百分之九的种类在高草和灌木层；百分之十在树干，百分之二十三在树叶中；林间空地仅是百分之六的种类的采食地。在落叶阔叶林中，鸟的种类的多样性似乎与树叶的高度与密度以及最终成层性有关，而不是与植物种类组成有关（MacArthur和MacArthur, 1961）。

作为生境，落叶阔叶林与针叶林的主要区别在于叶子的排列及保存性质上，针叶林中的硬针状叶螺旋状排列于小枝上，限制了某些鸟类的活动。并且针叶林中积累着的枯枝落叶分解性质很差，对于小动物，尤其是土壤无脊椎动物是很不适应的（见第六章和第二十一章），落叶阔叶林为野生动物提供了较好的冬季覆盖。这样的覆盖出现在冬季鹿活动地对白尾鹿（white-tailed deer）的存活是至关重要的。

差异还出现于落叶阔叶林和针叶林的内部，甚至是在限定的同一地区内。在威斯康星干旱森林以及南坡上居留着像猩红比蓝雀（scarlet tanager）、冠蓝鸦（blue jay）和红眼金翅雀（red-eyed towhee）这类鸟。中生森林中居留着黄褐森鸫（wood thrush）、红尾鸲（redstarts）及极小蚊霸鹟（least flycatchers）这些鸟（Bond, 1957）。干燥、庇荫的林地是橙顶灶鸟的生息地；而加拿大威森莺（Canada warbler）则更喜欢在庇荫良好的湿润地区（Kendeigh, 1945）。湿度还强烈地影响着枯枝落叶层动物区系的分布。

一些哺乳类动物通常伴随着落叶阔叶林（如白尾鹿、黑熊便伴随着落叶阔叶林而出现）和针阔混交林而出现，这些哺乳动物总是出没于阔叶林和针叶林二者之中。它们的南北分布，看来更多是被气候，尤其是温度所限制，而不是被植被所限制。通常生活于针叶林和针阔混交林中的红松鼠在落叶阔叶林地，如栎林分布区的北部，也是很常见的。两种典型的北方针叶林内所特有的两种鸣禽——黑纹胸林莺（magnolia, *Dendroica magnolia*）和黑喉绿林莺（black-throated green, *Dendroica nigrescens*），在西弗吉尼亚州阿巴拉契亚山脉的北方硬叶阔叶林和栎林这样的纯落叶阔叶林中也十分常见；这里还生活着一种北方的哺乳动物（红背鼠），它们生活在冷的北坡的林地上（未发表的资料）。

热带雨林

与温带阔叶林和温带针叶林中的动物形成鲜明对比的是热带雨林中的动物。由于更高的生态位多样性，动物种类也更加多种多样。这里动物的成层性最为明显，已被认为有六个性质不同的取食层次（Harrison, 1962）：（1）食虫和肉食动物类群，大都由各种蝙蝠及鸟类组成，它们在林冠以上的空中取食。（2）在第一到第三层林冠之中的各种鸟类，食果实的蝙蝠以及以叶子、果实和花蜜为食的哺乳类。还有少数食虫动物和杂食动物。（3）林冠之下的树干组成的中间带是飞行动物、鸟类以及食虫蝙蝠的世界。

（4）那些分布在整个树干上，上可进入到林冠，下可到地表的以长在树干上的附生植物的果实、昆虫和其它动物为食物的攀附哺乳动物（mammals）也在那里。（5）大的地面哺乳动物构成第五个取食类群。这包括大哺乳动物和极少数生活在地面上并失去攀爬能力，但能够进入林冠或在很大面积的林地中活动的那些鸟类。它们包括那些吃叶子或吃落下的果实或根部块茎的植食者和伴其而来的肉食者。（b）最后这个取食层次包

括小的地面动物，鸟类和有点爬树本领的小哺乳兽，它们在地面枯枝落叶中和树干下部寻食。这一组包括食虫类、草食动物、肉食动物和杂食者。

热带雨林一直被比做是一个湖泊。林冠是进行第一性生产的场所，相当于光合浮游生物。树叶直接被昆虫所利用，昆虫则相当于动物性浮游生物。昆虫又为大一些的脊椎动物所食，它们相当于自游生物。像落叶、落果、昆虫躯体这类有机物质，它们被运到相当于湖泊中间带的较深层，或一直到地面，则相当于浮游生物有机体的躯体和其它沉到湖底的碎屑物质。这种食物源被较深层的鸟类及蝙蝠所利用；它们的作用则类似于中间带中的自游生物。地面上的小哺乳兽类和鸟类则类似于底栖生物。

在热带雨林中动物极难被发现，上层密密的枝叶和夜幕遮掩着它们。鸟类大多栖息在树上并且尽管它们羽饰艳丽，也稳悬在浓密枝叶之中。地面鸟类小而且被覆暗色，很难被发现。哺乳类看起来要比实际上的数目少，由于它们多是夜间活动或栖息在树上！地面栖身的哺乳类很小且行动鬼祟。树蛙（tree frog）和昆虫在晚间非常注目，那时它们震天的歌唱响成一片。昆虫在林间空地的周围，沿小溪的林中以及林缘种类最多，在那里光线充分，温度起伏，空气流通，美丽异常的蝴蝶、甲虫还有蜂类最为常见。那些隐藏在松软的树皮内和叶轴中的看不见的无脊椎动物则有蜗牛、蚯蚓、千足虫、蜈蚣、蝎目的种类、蜘蛛和陆生蜗虫（land planarian）。白蚁在热带雨林中非常之多，并且在木本植物残体分解作用中充当了一个极重要的角色。与蚂蚁一起，这些蚁类占据了昆虫的优势。蚂蚁无论在雨林任何地方都可以见到，从上层林冠到林地，虽然它们也和其它的雨林动物一样，多数是栖息在树上。

功 能

温 带 森 林

森林是属于那些已被较为认真研究过的生态系统。纽约长岛布鲁克黑文的一片栎-松树林是一片被较为细致地观测过的温带森林，这是一片较为年青的。下木是乌饭树（blueberry）和越桔树（huckleberry）的北美油松-猩红栎-白栎-冬青叶栎（bear oak）早生林分。林木的净生产力大致是 $1060\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ ，下木的净生产力为 $134\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 。产量大多集中于树叶、枝、皮及根。由二氧化碳气体换算而得到的植物呼吸量为 $1450\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ ，或大约 $2600\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 的总生产力的百分之五十五。每平方米45克对于啃食及碎屑食物链是有效的。由于仅有大约全部叶重的百分之八，或全年总净生产力的百分之三被森林昆虫消费以及大约下木的百分之一到二被鹿及其它草食动物消费，大部分能量流入了碎屑食物链。在群落呼吸消耗后剩下的数量，即生物量积累，大约是 $540\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 。

还没有什么资料来说明能流通过森林消费者有机体的情况。Wiens 和 Nussbaum (1975) 估算出了采食的鸟种群在美国西北部六个不同的针叶林中能流的状况。这些花旗松林分以每公顷223到529克的现存量来供养7到15对采食鸟。在从4月到10月的采食季节之中，通过该鸟种群的能流随着从干旱到中生，从低海拔到高海拔而变化。在低海拔的中等干旱林分中，能流大约是 $10\text{卡}/(\text{米}^2 \cdot \text{全季})$ ；在高海拔林分则是 12卡 ；在海平

面的中生林分中为17卡，在中海拔的过渡林分中则是21卡。在全部纳入的能量之中，根据海拔高百分之十三到十九用于温度调节，百分之十五到十六用于有关繁殖的活动，仅有百分之一用于生产。这个能流可以与为美国中西部和巴拿马热带地区森林中的鸟的种群而做的估价（Karr, 1971）相比较。

对于在森林生态系统中矿物质循环，已积累了较多的资料。其中之一就是计算贮存于林分新老植物器官中，土壤中以及流入雨水淋溶中的选定的营养物质的量。另一种方法就是追踪用放射性同位素来标记过的营养物质从土壤到林木和经过森林食物链进行远征时的踪迹，铯-137就被用来研究过美洲鹅掌楸林分之中营养物质的通道（Olson等，1970）。绝大多数林木都用¹³⁷Cs标记后，示踪物的踪迹被连续观测了五年，它在该森林生态系统中被检测到的途径如图23-9所示。铯在叶中以春季最多，而秋季最少。叶中铯含量下降的原因是当叶成熟并衰老时，¹³⁷Cs从叶子向木质组织转移的活动。通过雨水淋溶和落叶，叶中的铯存在着累积损失，但是该示踪物质向土壤的最大转移则是通过根系。¹³⁷Cs在枯枝落叶层和土壤最上层10厘米的有机质层中积累。从这里，分解者、土壤生物以及以枯枝落叶为食的节肢动物和它们的捕食者取得铯。

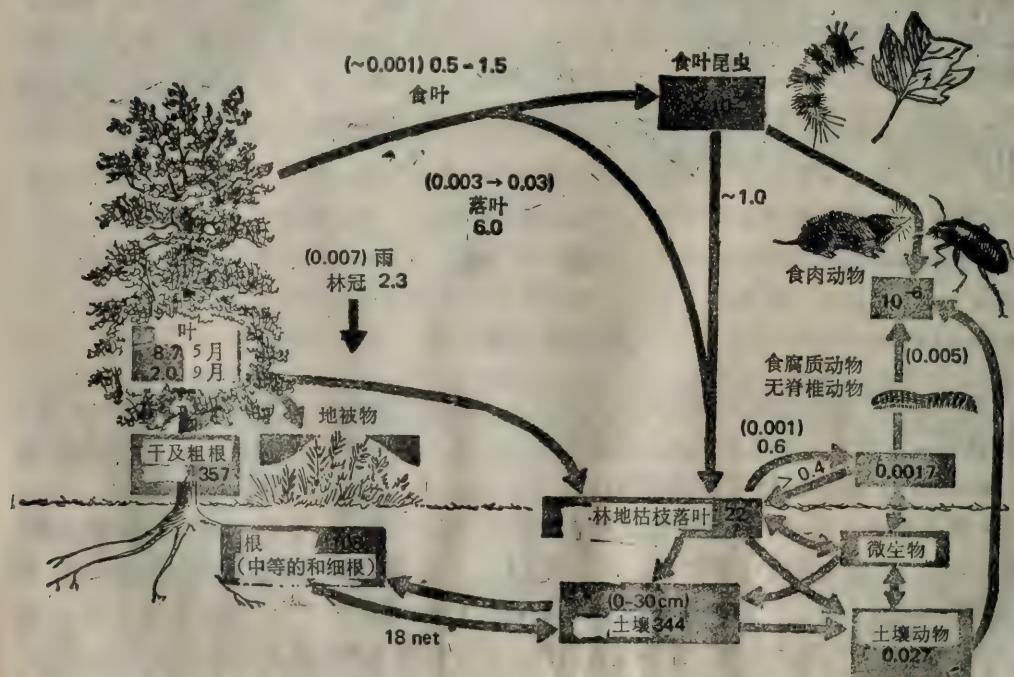


图23-9 在美洲鹅掌楸森林生态系统中¹³⁷Cs的生物地球化学循环。在1962年5月这个树林中的林木用总量为467毫居里的¹³⁷Cs作标记，然后追踪记录该生态系统中生物和非生物组成成分中的¹³⁷Cs流动情况以及季节分布和年分布。图中材料是1965年测得的。方框中的数字表示每米²地表¹³⁷Cs的毫居里数。箭头表示¹³⁷Cs在各组成成分间的移动的路线。箭头上的数字是年流动量的估计值；括号内的数字是¹³⁷Cs在流动过程出现的季节中的平均移动系数（日⁻¹）
（橡树岭国家公园提供）

通过一个生态系统中的生物个体或某些部分追踪单一的放射性同位素示踪元素的途径是一回事，通过一个生态系统的不同生物组成成分计算该矿物元素的摄入量和排出

量，并且提出对该生态系统的估算则完全是另一个问题，这样的研究充满了困难，但是，通过对一定数量的不同种类的树木抽样测定，在此生物量内测定营养物质分布，以

表23-1 后生花旗松林中部分营养元素预算

生态系统 组成成分	N (公斤/公顷)	P 百分比 (公斤/公顷)	K 百分比 (公斤/公顷)	Ca 百分比 (公斤/公顷)
林木				
总量	320	9.7	66	1.7
叶	102	31.9	29	43.9
枝	61	19.1	12	18.2
木质部分	77	24.0	9	13.6
皮	48	15.0	10	15.2
根	32	10.0	6	9.1
亚植被				
总量	6	0.2	1	0.1
林地				
总量	175	5.3	26	0.6
土壤				
总量	2809	84.8	3878	97.6
降雨收入	1.1	微量	0.8	2.8
森林从土壤中吸收				
总量	38.8	7.2	29.4	24.4
叶	24.3	4.7	16.2	17.8
枝	4.2	0.8	2.7	2.6
干	10.3	1.7	10.5	4.0
归还到林地				
总量	15.3	0.6	15.0	15.7
枯枝落叶	13.6	0.2	2.7	11.1
茎流	0.2	0.1	1.6	1.1
叶滴水	1.5	0.3	10.7	3.5
自林地淋溶的	4.8	0.95	10.5	17.4
根区以外淋溶的	0.6	0.02	1.0	4.5
生态系统中的年积累				
森林	23.5	6.6	14.4	8.7
林地	11.6	-0.4	5.3	1.1
土壤	-34.6	-6.3	-19.9	-11.5

来源于D.W.Cole等, 1967。

■ 仅为可交换含量。

及测定叶滴水 (leaf wash) 和茎流中的矿物质含量，还是可以对生态系统的组成成分——第一性生产者，作某些估算。通过收集经过张力估定计测定的土壤溶液样品能够测算出从森林土壤中进入根系的转移物质。通过抽样测定本年生长量，包括叶、枝和树干中的矿物质含量，可以估计出被森林植被所吸收的矿物质。表23-1所示的一份营养物质估算表，展示为花旗松所持有的营养物质中，百分之十到十五是存于根系以及地表以下的茎中。树皮中的矿物质积累较高。下木植物含有的矿物质所占比例最小。

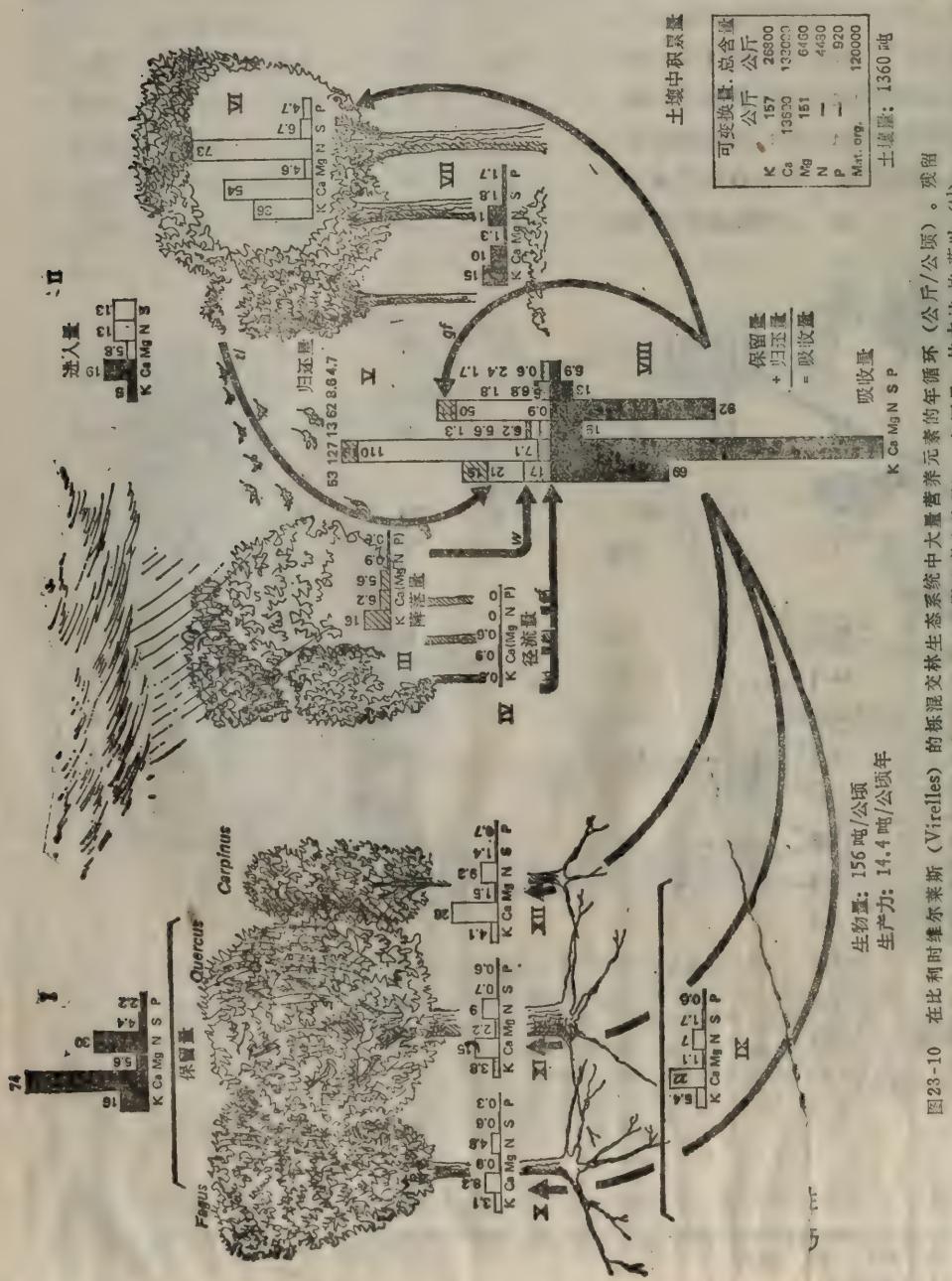


图23-10 在比利时维莱斯(Virelles)的栎混交林生态系统中大量营养元素的年循环(公斤/公顷)。残留量: 各树种根及地上部分的木质部分和树皮年生长量(画影线者为总量)。归还量: 林木枯枝落叶(tl), 地表植物(gf)。林冠的冲洗和淋溶(w), 以及茎流(sf)。进入量: 临时降水(incident rainfall) (来包括在总量中)。在生长旺盛季节(7月)林冠树叶中的大量元素在图右边用斜体字示出; 它们的数量要多于通过落叶归还到林地的这些元素量(扣除 sf)。镁、氯、磷的数值包括于降落量与茎流量中。土壤中可交换元素含量和元素总含量是土壤颗粒大于2毫米的气干重土壤中测定的(引自Duvigneaud和Denever-DeSmet, 1996)

该估算还指出了内部循环对于营养物质的估算，比起由于降水而增加或丧失更为重要。营养物质的一部分贮存于林木之中，然后以落叶、茎流、叶滴水的方式回到林地上。百分之十的氮，百分之五十的磷，百分之七一的钾，以及百分之二十二的钙是由此途径归还的。不论在林木中还是在林地上，钙、磷、钾和氮的年积累量都是十分巨大的。仅仅通过从土壤中回收这些元素，营养物质循环就以34.6公斤氮/公顷，6.3公斤磷/公顷，19.9公斤钾/公顷，以及11.5公斤钙/公顷的年速率进行着。表23-2概括了以此速率消耗全部土壤养分所需的时间。这个养分消耗是推测的，因为它并没计人这段时间内该生态系统中各组成部分之间的营养物质传递速率或通过氮固定，矿物质溶解及有机物质积累而增加的矿物质所引起的变化（Cole等，1967）。该估计暗示出花旗松是一种元素积聚植物（Fortescue和Martin，1970）。元素积聚植物在生态系统之中是十分重要的，因为它们能够从土壤中移出足够大量的营养元素，从而干扰生态系统的营养物质平衡。

由Durigneaud和Denaeyer-DeSmet（1970）在比利时的栎树林中确定的营养物质概算更为广泛，其中不仅仅是包括一个树种。此估算以图画表示于图23-10；并在表23-3中列出年估算的概要。对于总吸收来说也有一个较大的残留。

表23-2 次生花旗松对来自土壤中的N, P, K, Ca的利用量

元素	年吸收量百分比 ^a	固定供应量(年) ^b	循环供应量(年)
N	1.4	73	125
P	0.2	537	582
K	12.5	8	12
Ca	3.3	30	64

来源于D.W.Cole等，1967。

a. 年吸收量除以生态系统内总量，包括降水的进入量和枯枝落叶、茎流及流水的归还量。

b. 年：该元素持续供应的年数。

表23-3 比利时混交栎林元素的年平衡(公斤/公顷)

	K	Ca	Mg	N	P	S
残留量	16	74	5.6	30	2.2	4.4
还还量	53	127	13	62	4.7	8.6
吸收量	69	201	18.6	92	6.9	13.0

来源于P.Duvigneaud和S.Denaeyer-DeSmet的资料，1970。

这些估算和其它一些估算，如那些为布鲁克黑文的栎林（Whittaker和Woodwell，1969）、欧洲赤松林（Ovington，1959）以及北方硬叶阔叶林（Likens等，1969），而作出的估算，都提出了森林生态系统中矿物质循环的许多特点。营养物质在土壤的极区和林木生物量中的积累使得它们成为无效养分，从而减缓了矿物质的生物循环。因而生物循环的速率只有通过从深层土壤贮存吸收和母岩的风化才能保持。营养物质循环受

气候、土壤的性质以及占据该地区的植物的性质，包括其吸收、运输、贮存及归还某些营养元素的能力的影响。营养物质的利用、贮存和残留的季节变化使得循环复杂化了。除了当森林生产力到达其峰值时矿物质吸收也出现一个总的峰值外，年龄似乎对矿物质循环没有什么影响。

生态系统从降水、外部的矿物质以及矿物质风化中所得到的与丢掉的相互抵偿。来自森林的水流带出的矿物质比从降水中带入的还要多 (Viro, 1953)。例如，在布鲁克黑文的栎-松林中，来自降水和灰尘的四种阳离子—— K^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} 和 Na^+ 的全部摄入量计为 2.49 克/米²，而流失到水平面的则以 3.68 克/m² 到 5.16 克/米²。从哈巴德布鲁克 (Hubbard Brook) 森林流失的则几乎等于其摄入量 (见表 23-4)。正如已经指出的，大量的营养物质贮存在林木之中，假设所有的小枝、枯叶落叶以及树木的其它部分均留在林内任其腐烂，那么从 89 年生欧洲栎林分收 获了木材后就会留下积累物质 (钾、钙、镁、氮、硫及磷) 的百分之五十一；如果三十六年生的花旗松林分砍伐后，则会有百分之二十的氮、钙、磷、钾从该系统中被取出。

表 23-4 哈巴德布鲁克森林养分的收入和损失 (公斤/公顷)

	Ca	Mg	Na	K
收入量	3.0±0	0.7±0	1.0±0	2.5±0
输出量 (产量)	8.0±0.5	2.6±0.06	5.9±0.3	1.8±0.1
损失量	5.0±0.5	1.9±0.06	4.9±0.3	0.7±0.1

来源于 G.E.Likens 等的资料，1967。

除了由于从生态系统中实际运出的木材而造成的损失外，侵蚀和淋溶也造成营养物质的损失。对水分流失揭示了由于森林收获而引起的不稳定性。当设在新罕布尔州的哈巴德布鲁克实验林场中的一块实验集水区被皆伐后，蒸发蒸腾量下降了百分之六十八，径流量增加了百分之四十。正象人们所预言的，大多数增加的径流发生在春季和夏季，此时也是通过叶子水损失最大的时候。

生态系统进出水量的增加还意味着皆伐迹地森林生态系统营养物质流失的增加。因为这些水分不再被树木在生长季节从土壤中吸收上来。更多的水能够渗漏入土壤之中，将营养物质溶解，并将其带入土壤溶液之中。随着林木的死去，根系量和根表面积也大大减少。反过来，这又意味着土壤水分的营养物质仅有小部分会被根系从淋溶水分中吸收。与此同时，仅有较少的植被吸收利用它们。

由于物理环境的变化改变了生物的平衡，该变化就对营养物质的消耗有显著的影响。植被的消失和随之而来的地表温度的上升会加速分解者和生物体的活动。这使得它们迅速地将有机物质转化为矿物质，然后溶于土壤水分之中。在哈巴德布鲁克森林中从地下径流中损失的钙、镁、钠和钾离子量分别比未受干扰的森林中这些离子损失量多 9 倍、8 倍、3 倍和 20 倍 (Likens 等, 1969)。氮的损失量还要大。一旦植被被消除，氨就迅速地转变为硝酸盐。这一过程导致硝酸根离子和氢离子的形成。较高浓度的氢离子又增加了土壤的酸度 (降低了其 pH 值)，使得钙、镁、钠和钾更易溶解。这些营养

物质一旦溶解了，就随水流出了生态系统。以硝酸盐的形式从皆伐迹地流失的氮量比从未受干扰的森林中流失的氮量大一百倍。

一旦植被有某种恢复，这些营养物质的流失就会停止；矿物质就会重新在植被中积累，并且通过紧密的内部循环被维持在系统内部。除草剂的使用加强和延长了来自哈巴德布鲁克森林皆伐迹地的流失。这些除草剂抑制了植被迅速的再生长。在正常条件下，采伐之后随之而来的草本植物、实生苗以及萌条的生长可以恢复氮素循环（Marks 和 Bormann, 1972）。

热 带 森 林

恐怕波多黎各腹地的一片森林要算是经过最为深入细致地研究过的热带森林了。H.T.Odum (1970) 以及他的助手们在这里进行了森林的能量估算。总生产量计为131卡/(米²·天)，其中116卡用于呼吸，剩下的15.2卡/(米²·天) 为净生产量。根系呼吸占去了百分之六十，叶呼吸占三百分之三十三。木质部生长所积累的生物量计为0.72卡/(米²·天)，或是净生产量的百分之三点八。其它的净生产量则进入啃食和碎屑食物链。

在温带森林中，细菌和真菌是腐生生物的主力，它们把营养物质直接分解入矿质土壤中 在那里，养分被淋溶掉。林木的营养根在矿质土壤的基质中穿插。大量的枯枝落叶又归还到林地上。在热带森林中，增加的枯枝落叶量是较少的。所有的积累量不过仅仅是1—2厘米的一薄层。热带林木的营养根集中于通气良好的2—15厘米的腐殖质中，仅有很少穿过上层深入到矿质土壤之中 (Comforth, 1970)。伴随根系而生的是与根共生的真菌菌根（因而称为菌根）。有些菌根真菌是外生的，它们围绕根系而生。其它的则是内生的或部分生活于根细胞内。虽然它们作为共生者的作用尚未明确地确定，但是这些菌根能够消化有机物质并且从土壤中吸收磷及其它矿物质，并输送到根系中去却是明显的。在此过程中，菌根也从根系中吸收糖分和生长物质。

热带林木的根系供养着大量的内生菌根的真菌，这些真菌通过菌丝和菌索组织使死有机质能够为根系所吸收。由此而知，热带森林的营养物质循环看来是通过菌根来实现的，根据Went和Stark (1968) 所提出的理论：

“真菌循环直接使营养物质从死有机体循环到活植物根系，只有极少量漏到矿质土壤之中。这些来自这个密闭的有机系统中的矿物元素一部分又被根系重新利用，另一部分则被淋溶掉。来自砂质土壤和粘土的矿物元素补充估计是十分缓慢的。……在细菌腐解中，矿物质成为可溶性的而被释放到土壤之中，然后才能被根系所吸收。在直接矿质循环中，矿质元素则依然存在于活的或死的有机物质之中，它们通过菌丝从死枝、死叶中被输送到活根系中，仅有很少部分成为可溶性的而进入土壤。这就解释了为什么营养根主要都限于在腐殖质层中以及为什么在贫瘠的土壤中菌根就多”。

如果热带森林中的矿物质循环确实是如此直接，那么就可以解释为什么热带土壤在耕作时其养分流失得那么快。当森林被砍伐，菌根被破坏，矿物质循环停止了。有机物被迅速耗尽，从而由于土壤中保存有的养分被淋溶，这些矿物质贫乏的土壤很快就流

失了。繁茂的热带森林并非依靠矿物质丰富的土壤，而是依靠由菌根真菌从死有机物质到生活植物的营养物质的有效循环。

这一理论从Comforth(1970)在特立尼达的观察中得到一些支持。在那里，大面积的天然热带常绿季节性森林被皆伐或烧掉，从而能够种植加勒比松，因此，不仅养分贮备由于燃烧和侵蚀而流失，而且种上的松树也在养分循环中效用极低，甚至在树下有枯枝落叶积累的情况下也是如此。结果，氮、磷、钾的贮备急剧减少，仅仅钙和钾^{*}看来有些增加。这种养分循环的减退能够反映出天然热带森林中伴生的菌根真菌的损失程度（见Jordan和Kline,1972）。

森 林 生 态 系 统

热 带 雨 林

雨林，或它的一些变形——季雨林，常绿萨王纳林，山地雨林——形成了一个沿赤道的环球带。最大的连续的雨林在南美洲的亚马孙河流域。非洲西部和中部以及印度-马来亚地区则是热带雨林另外的主要分布区。虽然雨林只经很少和很不完全的研究（见Richards,1952, Cain和Castro,1959, Odum,1970），它与其它美洲森林的差异与相似处也还是值得提一下的。

雨林，之所以这样称呼是由于其在季节变化极小的地区的恒定的高湿度和高生长量而得的，其平均年温度均为摄氏26度(79°F)，平均最低温度很少低于摄氏25度(77°F)，而且一年四季雨量充沛。在这种永久的盛夏条件下，植物活动不能被中断，从而导致非常旺盛的生长。林木种类达到几千种；通常没有很少种类占优势，而且大多数林木的少数植株为代表。单一优势种的群落一般仅限于一定的土壤，以及土壤与地形的特殊结合。树木笔直、平滑且纤细，通常干基很大，并且在长成大的、革质的、简单的叶子以前就长到25到30米高，长、厚且木质的攀援植物像绳索一样从树上垂下来，附生植物长在树干和大枝上。黑暗的林内，林下灌草层稀疏，由灌木、草本和蕨类组成。枯枝落叶腐解是如此之迅速以致粘土通常很少见。通称为丛林的植被，则是发育在原始森林被破坏后的地区的一部分次生林。

季雨林和其它落叶和半落叶林生长在那些降雨量减少并出现明显旱季的地区。它们不同于雨林在于它们在旱季落叶。这样的森林在东南亚和印度最为常见，通常称之为热带季节性森林。相似的林分沿墨西哥和中美洲的太平洋海岸也有出现。

萨 王 纳 (稀 树 草 原)

在森林消失而另一种典型植被——草原出现的地方，萨王纳出现了。天然萨王纳，即草原和森林的中间类型（见图23-11），出现在纯草原气候和纯森林气候之间的环境梯度上。萨王纳是以禾草和苔草植物占优势，并包括间隙很大的、通常多刺的矮小乔木的

* 此处原文如此，恐有误。——译者注

稀疏林地。

真正的萨王纳仅仅存在于气候适宜的地方。无论在什么地方，它都是由于火烧、放牧或二者同时而引起的。非洲的热带萨王纳是最为众所周知的，这里禾草和苔草植物占优势，它们在雨季生长，旱季全部枯死。矮小、平顶树冠的树木均匀地分布着，并沿着河岸形成长廊林。与在温带发生的情况一样，随着森林植被被破坏，热带萨王纳就在那些地方增加，在另一些地方，乔木和灌木则侵入被过渡放牧的草原。非洲萨王纳栖居着世界上最丰富和最多样的动物区系，其中包括瞪羚、红棕色大羚羊、大羚羊、非洲水牛、长颈鹿、斑马和角马。相比之下，正在演替的、地质上较年青的南美萨王纳就缺乏这些引人注目的哺乳动物群。



图23-11 虽然稀树草原植被一般都集中在非洲，但是有大量散生树木的萨王纳——草原却在世界各地都能发现，包括北美。图为俄勒冈州中部的杜松 (*Juniperus occidentalis*) -冰草 (*Agropyron*) 萨王纳是山地针叶林(西部黄松)和北美艾灌丛干草原之间的一群落交错区 (美国森林署供片)

北方森林

东部落叶阔叶林的北部是东起新英格兰、纽约州北部和加拿大南部向北延伸至冻原地带，西至太平洋又向南通过落基山脉和内华达岭进入墨西哥的横亘北美大陆的针叶林带（见图23-12）。北部针叶林开始于以松、铁杉和硬叶阔叶树混交林这样一个与北方阔叶林的过渡带或群落交错区。加拿大铁杉、斑克松、美国赤松、美国五针松以及扁柏属各种是这里所特有的。最早在大湖区周围松树林最为发育，但是在十九世纪八十年代到二十世纪初的掠夺式采伐中遭破坏。这些针叶林从新英格兰进入阿巴拉契亚山脉的高山向南扩展。这里在高海拔的山地，云杉和冷杉林这个北方林地的主要森林类型位于森林的上限。在阿巴拉契山脉南部，红果云杉、美国香脂冷杉占据优势，但是在北方，

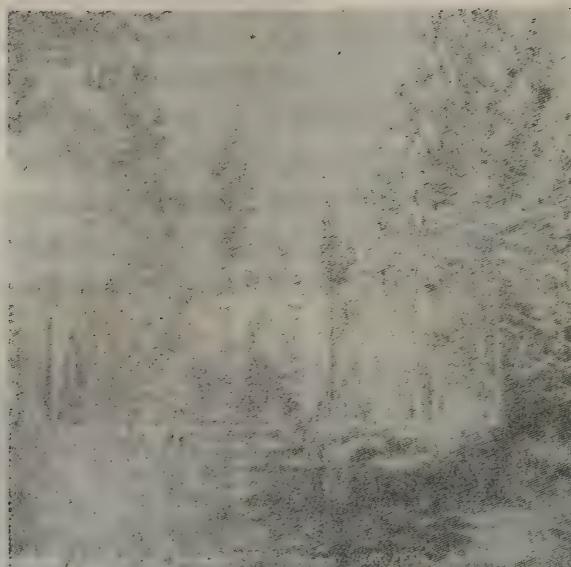


图23-12 科加林或亚高山云杉-冷杉林遍布于地球北部以及北美东部高山地区的开阔地带。图为缅因州北部云杉-冷杉林

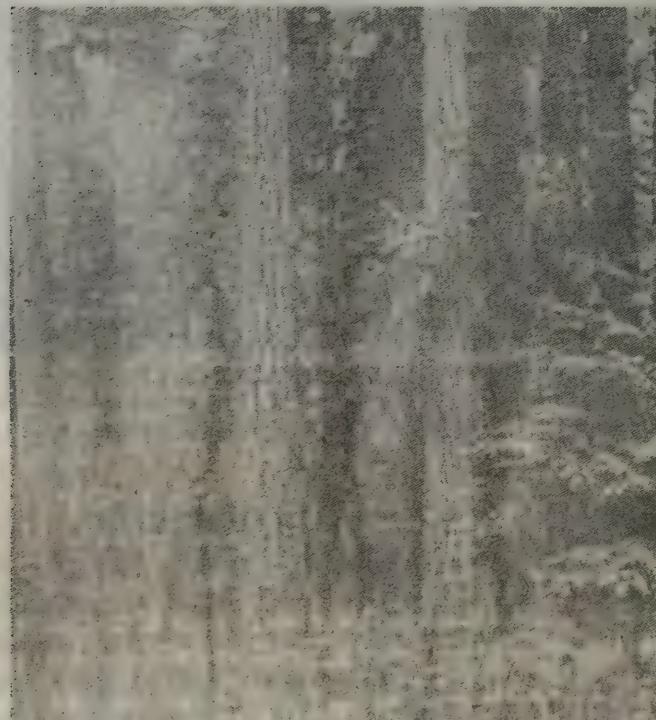


图23-13 温带雨林代表了温带针叶林的最高发育程度。在冷湿且以饱和温度为特点的海洋性气候统治下的北美西北太平洋沿岸可以看到这种森林。温带雨林包括红杉和加利福尼亚的红杉属种类组成的森林，以及北美西北太平洋沿岸的花旗松林，加州铁杉和美国西加铁杉林。这个有大量加州铁杉更新的花旗松过熟林分十分典型（美国森林署供片）

在阿迪龙达克和伸入加拿大的白山，并且横过大陆直到阿拉斯加这一大片区域则是由白云杉、黑云杉以及白冷杉形成森林的主体。占据大部分冰冻地区的北方针叶林中到处是

冰冷的湖泊、池塘、河流和桤木灌丛。而包围覆盖着地球北部的同样也正是这些北方森林。

温带雨林

阿拉斯加南部的针叶林不论在植物区系组成上还是在生态特性上，都不同于北部的北方森林。这种变化的原因就是气候和地形因素。来自太平洋的湿润海风进入内地，受到海岸山脉崇山峻岭的阻挡而急剧上升。由于上升进入大气层而导致的突然冷却，空气中的水分以雨、雪形式释放出来，每年可达635厘米。当夏天，风向转为西北，空气在寒冷的北部海面上就被冷却，这时虽然雨量少了，但冷空气带来了浓重的雾，它们在森林的叶子上聚集并滴入土壤，大概每年可达127厘米。这块有过多的水分、很高的湿度和温暖的气候的土壤供养着“温带雨林”，一种以铁杉、美国西部侧柏、美国西加云杉、花旗松为代表的充满繁茂植被的群落（见图23-13）。再向南，那里降水量依然很高，则生长着红杉树林，它占据450英里长、24公里宽的一片狭长地带。

温带常绿林

气团在海岸山脉西坡上升时释放了它们所携带的水分，而到了东坡，气团下降，受热从而吸收水分，因而产生了形成我们前面已讨论过的大盆地（Great Basin）荒漠的条件。这些气团在落基山脉的西坡又开始上升，被冷却并释放出水分，虽然此时释放的远较在海岸山脉西坡时为少。在落基山脉的这些地方产生了许多在很大程度上受到海拔高度影响的针叶林群丛（见图23-14）。在高海拔地区，那里冬季漫长且雪大，生长着以恩氏云杉、高山冷杉（alpine fir）以及白皮松和刺果松（bristlecone pine）为特征种的亚高山林。较低海拔的地区则生长着花旗松和美国西部黄松。耐旱的美国西部黄松林中通常有禾草和灌木组成的下木层。

与那些生长在落基山脉的森林相似的森林在内华达岭和喀斯喀特山脉也常见到。那里的高山森林大都由美国西部铁杉、紫果冷杉和美国黑松组成。在低海拔处则生长着巨大的糖松、香肖楠以及所有最大的林木，如仅仅生长在加利福尼亚山脉西坡上星散林地中的巨杉（世界斧）。其它以松树为主的针叶常绿

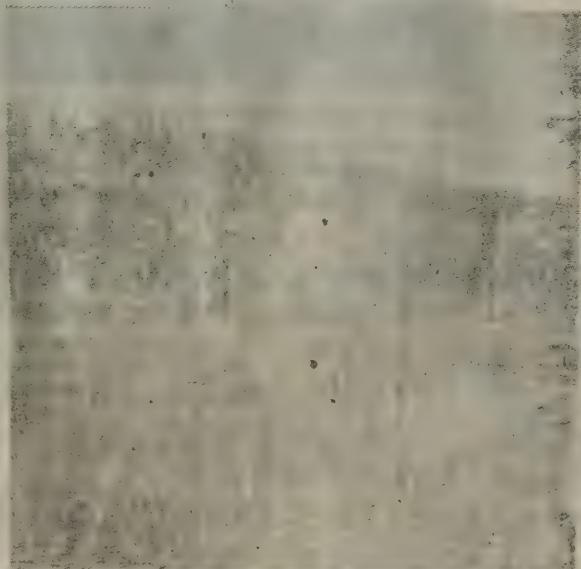


图23-14 温带常绿林可出现于一个广泛的气候范围内。在北美，它从南部松林一直延伸到北部的高山针叶林。在欧洲，它以欧洲赤松为代表。图为一片由美国红松（*Pinus contorta*）组成的温带常绿林。

林，则主要分布于东亚、西欧，那里以欧洲赤松为优势种，而在北美东部，那里大多处于自然演替序列之中，并像美部南部森林分布区一样，利用控制火烧来保持这些松树。

常见于西部针叶林和北部针叶林中的一个落叶林演替阶段是山杨林，其中生长在北美分布最广泛的欧洲山杨。由于它能够为鹿、松鸡、熊、雪兔和河狸所利用，因而山杨林是针叶林中重要的一部分。

温带疏林地 (temperate woodland)

在气候对于山地针叶林来说过于干燥的北美西部，人们可以发现温带疏林地（见图23-15）。这些生态系统是以散生小乔木下生长着发育良好的草地或灌木地为特征的。有



图23-15 疏林地生物群落是以稀疏散生的小树和发育良好的下木层为其特点的。俄勒冈州中部的栎林疏林地就是其代表。该疏林地以太平洋栎栎 (*Quercus garryana*) 和加州栎树 (*Quercus kelloggii*) 占优势。它镶嵌在草原中（美国森林署供片）

很多种类型的温带疏林地，它们可以是由针叶树组成，由落叶阔叶乔木或硬叶常绿树木组成，也可以是兼几者而有之。一个突出的例子是松-柏疏林 (piñon-juniper woodland)，其中有两个优势属——松属 (*Pinus*) 和枸属 (*Juniperus*)，总是相互伴生在一起。这一生态系统位于从落基山脉的东部一直到内华达岭西坡的山脚下这一广阔的地带。最好的一个要算是位于亚利桑那北部的凯巴伯 (Kaibab) 高原上的了。在亚利桑那州南部，新墨西哥州和墨西哥的北部可以发现栎-柏疏林和栎疏林；在落基山脉中，尤其是在犹他州，人们可以看到栎-北美艾灌丛疏林。在加利福尼亚的中央谷地，还生长着另一种下层有禾草的常绿栎疏林地。在地中海沿岸和澳大利亚也生长着结构相似的疏林地。

温带落叶阔叶林

温带落叶阔叶林（见图23-2, 23-3）生长在以适度的夏季降雨、温暖的夏季和寒冷

的冬季为特征的中湿度大陆性气候地区。这种以落叶阔叶乔木占优势的森林类型分布于东亚、西欧，那里植物种类很少，恐怕是冰川活动的影响，以及北美的东部和中部，那里这种森林类型分布最为广泛。在阿巴拉契亚山脉中部的混交中生林内，温带落叶阔叶林达到其发育的最高程度，那里温带树木的种类超过了世界上任何一个地方。在北美，温带森林由许多群丛组成，其中包括未受到冰川影响的阿巴拉契亚高原上的混交中生林；最终要演变为北方森林的北方地区中的山毛榉-槭树林和北方硬叶阔叶林（伴有松树和铁杉）；大湖各州的槭-椴树林；海湾沿岸各州（Gulf coast states）的木兰-栎树林；奥扎尔克斯和大草原上的栎-山核桃林，以及栎-栗树林，现在由于美洲栗或中部硬阔林的相继死去，栎树占据了大部分阿巴拉契亚山区。

在欧洲，栎林和山毛榉林是两个主要的群丛，后者庇荫，仅有稀疏的下木层，而前者则树冠稀疏，下木层发育良好。这里大多数的鸟类和哺乳类动物与北美的是同属一属，但是象霸鹟（tyrant flycatches）、绿鶲（vireos）和森莺（wood warblers）这样的类群则缺乏。占据着中国东部和台湾，日本，朝鲜的亚洲阔叶林与北美的温带森林大致相似，并且包含着与北美和西欧同属的众多的植物和动物种类。在本章前面，已经讨论了温带森林的结构特点。

人 类 的 影 响

虽然人类最早是在草原生态系统中发展起来的，但是他却在温带森林地区取得其最大的经济和文化发展。温带森林的破坏早期开始于欧洲，并且在中世纪以前这种破坏就十分彻底了（见Tubbs, 1968; Berglund, 1969）。在欧洲大部分地区，除了北方森林外，现在存在的森林都是被人类极大地干扰过的。在北美，尽管经营不善、采樵和皆伐，广大天然森林却还依然存在。采樵，除掉了东部温带硬阔林中最壮美的原始林分，破坏了新英格兰和大湖各州大片的松树林分。火烧和随之而来的目前已废弃的耕作使大部分地区退化了。大部分东部林地曾被皆伐用于耕作，但是随着东部农业的衰退，森林又在废弃的土地上恢复。然而，如同森林在一个地方恢复一样，它在另一个地方又被破坏，以便建房，修公路，或用于娱乐活动。大面积的东北部林地正逐渐变为城市森林，为城市居民所拥有和仅仅为了美才去保存它们。至于它们能够保持多大程度的自然状态是存在某种问题的。随着能量的需求，可露天开采的煤的贮备成倍增加威胁着南阿巴拉契亚山中具有极大多样性树木种类和特有蝾螈的富有的中性森林。由于对木材的需求的增加，以单一经营、杂交种类和木材纤维为着重点，而不是全面培育的森林的集约经营将改变美国森林及其动物资源的特点。

热带森林是受到最严重威胁的森林生态系统。虽然人类进住热带森林已有很长时间了，但是直到最近人类才对其有了真正的影响。现在出现了一种在热带森林中定居的压力，公路穿入了热带丛林，为了不太可能成功的农业耕作而大面积地清除森林。热带森林一旦被毁灭，那些森林树种就不象温带种类那样，它们将不能重新大面积恢复（见Gomez-Pompa等，1972）。因而，经过几百万年进化的动植物种类和世界上最复杂的生物群落正受着灭绝的威胁。

非洲的热带稀树草原也正在退化，并且唯一的有蹄类动物区系及其捕食者在来自驯

化动物的压力下正在消失。驯化畜群的增加及其过度的放牧正在使部分稀树草原变为荒漠。与此同时，不断增加的人类，游牧生活的逐渐消失，以及人和驯化牲畜集中于一块很小的地区则更进一步恶化了这种退化条件。

摘 要

针叶林、阔叶林以及热带雨林是覆盖在地球上的三个主要森林类型。就北半球而言，针叶林是那些夏季短暂而冬季漫长且寒冷的地区的典型森林。阔叶林则在北美、西欧及东亚发育繁茂，它们生长在生长季有适度的雨量和温暖的地方。热带雨林则生长在高湿度、大降雨量（尤其是一年中至少有一



地中海

热带森林

温带落叶阔叶林

热带稀树草原或热带旱生林

半荒漠、干旱草原

高山森林、高山冻原混合型

个季节如此）、季节变化最小、年平均温度大约在28℃左右的赤道地区。三者之中，热带雨林具有最多的层次，并且包含有最大的生态位多样性。发育良好的阔叶林的层数目仅次于热带雨林。

伴随着这种植被成层现象的是光、温度和湿度的成层现象。林冠承受气候的全部影响，拦截光及降水；在大多数针叶林和热带雨林中，林地全年被遮盖着，而在落叶阔叶林中，则在晚春和夏季被遮盖。针叶林和阔叶林中有着不同的动物种类，但是动物的适应性则是相似的。动物最集中和具有最大多样性的地区是地表层的上下。其他的动物则生活于从矮灌木到林冠间的不同层次中。热带雨林从林到林冠层以上具有很多饲养层次，并且许多动物完全栖息在树上。不论什么样的森林，组成森林的不同林木形成了不同的环境，这种环境最终又支配那些能够生活于其中的动、植物种类。

〔季 英译 郑慧莹校〕



参考文献

Addicott, J. F.
 1974 Predator and prey community structure: an experimental study of the mosquito larvae on the protozoan communities of pitcher plants, *Ecology* 55:475-492.

Adkisson, P. L.
 1964 Action of the photoperiod in controlling insect diapause, *Amer Naturalist*, 98:357-374.

1966 Internal clocks and insect diapause, *Science*, 154:234-233.

Ahlgren, I. F., and C. E. Ahlgren
 1960 Ecological effects of forest fires, *Bot. Rev.*, 26:483-533.

Alexander, R. D.
 1962 The role of behavioral study in cricket classification, *Syst. Zool.*, 11:58-72.

Allison, F. E.
 1966 The fate of nitrogen applied to soils, *Adv. Agron.*, 13:219-253.

Amadon, D.
 1947 Ecology and evolution of some Hawaiian birds, *Evolution*, 1:63-68.

1959 The Hawaiian honey creepers (Aves, Drepanidae), *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 100:397-451.

American Chemical Society
 1959 Cleaning Our Environment: The Chemical Basis for Action, American Chemical Society, Washington, D.C.

Ansmann, G. A.
 1957 The Prairie Grouse of Michigan, Michigan Department of Conservation, Lansing, Mich.

Anderson, N. H.
 1966 Depresant effect of moonlight on activity of aquatic insects, *Nature*, 209:319-320.

Andrewartha, H. G., and L. C. Birch
 1954 The Distribution and Abundance of Animals, University of Chicago Press, Chicago, Ill.

Aschoff, J.
 1958 Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebem, *Z. F. Tierpsychol.*, 15:1-30.

Atkins, E. S.
 1957 Light measurement in a study of white pine reproduction, *Can. Dept. Northern Affairs Nat. Resources, Forestry Branch, For. Res. Div. Tech.*, Note No. 60.

Backiel, T., and E. D. Leoren
 1967 Some density relationships for fish population parameters, in S. D. Gerking (ed.), *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, Wiley, New York, N.Y. pp. 261-293.

Baer, J. G.
 1951 *Ecology of Animal Parasites*, University of Illinois Press, Urbana, Ill., pp. 1-224.

Barber, H. S.
 1951 North American fireflies of the genus *Photuris*, *Smithsonian Inst. Misc. Collections*, 117:1-58.

Barkalow, F. S., Jr., R. B. Hamilton, and R. F. Soots, Jr.
 1970 The vital statistics of an unexploited gray squirrel population, *J. Wildlife Manage.*, Vol. 34: 489-500.

Barlow, J. P.
 1955 Physical and biological processes determining the distribution of zooplankton in a tidal estuary, *Biol. Bull.*, 109:211-225.

1956 Effect of wind on salinity distribution in an estuary, *J. Marine Res.*, 15:193-203.

Barry, R. G.
 1969 The world hydrological cycle, in R. J. Chorley (ed.), *Water, Earth, and Man*, Methuen, London, pp. 11-29.

Bartholomew, G. A., T. R. Howell, and T. J. Cade
 1959 Torpidity in the white-throated swift, Anna hummingbird, and poorwill, *Condor*, 59:145-155.

Basler, Donald S., H. H. Ell, and H. K. Nelson
 1968 Effect of predator reduction on waterfowl nesting success, *J. Wildlife Manage.*, 32:669-682.

Batchelder, R. B.
 1967 Spatial and temporal patterns of fire in the tropical world, *Proc. 6th Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, 171-208.

Bates, H. W.
 1863 *The Naturalist on the River Amazon*, Murry, London.

Bateson, G.
 1963 The role of somatic change in evolution, *Evolution*, 17:529-539.

Batzli, G. O., and F. A. Pitelka
 1970 Influence of meadow mouse populations on California grassland, *Ecology*, 51:1027-1039.

Bazzaz, F. A.
 1975 Plant species diversity in old field successional ecosystems in southern Illinois, *Ecology*, 56:485-488.

Beals, E. W.
 1968 Spatial pattern of shrubs on a desert plain in Ethiopia, *Ecology*, 49:744-746.

Beatley, J. C.
 1969 Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation, *Ecology*, 50:721-724.

Beckwith, S. L.
 1954 Ecological succession on abandoned farm lands and its relationship to wildlife management, *Ecol. Monogr.*, 24:349-376.

Beeton, A. M.
 1965 Eutrophication of the St. Lawrence Great Lakes, *Limnol. Oceanogr.*, 10:240-254.

1969 Changes in the environment and biota of the Great Lakes, in *Eutrophication, Causes, Consequences, Correctives*, National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 150-187.

Beeton, A. M., and W. T. Edmonson
 1972 The eutrophication problem, *J. Fisheries Res. Board Can.*, 29:673-682.

Bellinger, P. F.
 1954 Studies of soil fauna with special reference to the Collembola, *Conn. Agr. Exp. Sta. Bull.* No. 583.

Bellrose, F. C.
 1967 Orientation in waterfowl migration, in R. M. Storm (ed.), *Animal Orientation and Navigation*, Oregon State University Press, Corvallis, Ore., pp. 73-98.

Benson, L.
 1962 *Plant Taxonomy, Methods and Principles*, Ronald, New York, N.Y.

Berg, W., A. Jonnells, B. Sjostrand, and T. Westermarck
 1966 Mercury content in feathers of Swedish birds from the past 100 years, *Oikos*, 17:71-83.

Bergerud, A. T.
 1971 The Population Dynamics of Newfoundland Caribou,

Wildlife Monogr. No. 25, Wildlife Society, Washington, D.C.

Bergerud, A. T., and F. Manuel
1969 Aerial census of moose in central Newfoundland. *J. Wildlife Manage.*, 33:910-916.

Bergh Van Den, J. P.
1969 Distribution of pasture plants in relation to chemical properties of the soil, in J. H. Rotison, *Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants*, pp. 11-23.

Bergh Van Den, J. P., and C. T. Dewit
1960 Concurrentie tussen Timothee en Reukgras. *Meded. Inst. biol. scherk. Onderz. Lanib. Gewass.*, 121:155-165.

Bernier, B.
1961 Forest Humus, a Consequence and Cause of Local Ecological Conditions, mimeo, Northeast Forest Soils Conference.

Biel, E. R.
1961 Microclimate, bioclimatology, and notes on comparative dynamic climatology, *Amer. Scientist*, 49:326-357.

Biggar, J. W., and R. B. Corey
1969 Agricultural drainage and eutrophication, in *Eutrophication, Causes, Consequences, Correctives*, National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 404-445.

Billings, W. D., and H. A. Mooney
1968 The ecology of arctic and alpine plants, *Biol. Rev.*, 43:481-529.

Birch, L. C.
1948 The intrinsic rate of natural increase of an insect population, *J. Anim. Ecol.*, 17:15-26.

Birch, L. C., and D. P. Clark
1953 Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna, *Quart. Rev. Biol.*, 28(1):13-36.

Bitman, J.
1970 Hormonal and enzymatic activity of DDT, *Agr. Sci. Rev.*, 7(4):6-12.

Black, R. F.
1954 Permafrost: a review, *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 65:839-856.

Blair, A. P.
1942 Isolating mechanisms in a complex of four species of toad, *Biol. Symp.*, 6:235-249.

Blair, W. F.
1955 Mating call and stage of speciation in the Microhyla olivacea-M. carolinensis complex, *Evolution*, 9:469-480.

Bliss, L. C.
1956 A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras, *Ecol. Monogr.*, 26:303-337.

1963 Alpine plant communities of the Presidential Range, New Hampshire, *Ecology*, 44:678-697.

1971 Arctic and alpine life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2:405-438.

Bliss, L. C., et al.
1973 Arctic tundra ecosystems *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4:359-399.

Blum, J. L.
1960 Algae populations in flowing waters, in *The Ecology of Algae*, Spec. Publ. No. 2, Pymatuning Lab. of Field Biology, pp. 11-21.

Bobberg, R. V., and P. W. Glynn
1960 A class exercise on a marine microcosm, *Ecology*, 41:229-232.

Bode, I. H. R.
1958 Beiträge zur Kenntnis allelopathischen Erscheinungen bei einigen Juglandacean, *Planta*, 51:440-450.

Boeger, C. M.
1960 The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles, in W. E. Lanyon and W. N. Tavelga (eds.), *Animal Sound and Communications*, American Institute of Biological Sciences, Washington, D.C., pp. 137-320.

Bond, R. R.
1957 Ecological distribution of breeding birds in the upland forests of Southern Wisconsin, *Ecol. Monogr.*, 27:351-384.

Bonner, J.
1962 The upper limit of crop yield, *Science*, 137:11-15.

Borg, K., H. Waantrop, K. Erne, and E. Hanko
1969 Alkyl mercury poisoning in terrestrial Swedish wildlife, *Viltkreun*, 6(4):301-379.

Bormann, F. H., et al.
1968 Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem, in H. E. Young (ed.), *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, University of Maine Press, Orono, Me.

Bormann, F. H., et al.
1974 The export of nutrients and recovery of stable conditions following deforestation at Hubbard Brook, *Ecol. Monogr.*, 44:255-277.

Bornebusch, C. H.
1930 *The Fauna of Forest Soils*, Nielsen and Lydiche, Copenhagen.

Bott, T. L., and T. D. Brock
1966 Bacterial growth rates above 90°C in Yellowstone hot springs, *Science*, 164:1411-1412.

Box, T. W., J. Powell, and D. L. Drawe
1967 Influence of fire on south Texas chaparral, *Ecology*, 48:955-961.

Braemer, W.
1959 Versuche zu der im Richtungsfinder der Fische enthaltenen Zeitschaltung, *Verh. d. deutschen Zool. Ges. Zool. Ans. 23, Supplementband* 276.

Bragg, A. N.
1950 Observations on microhyla (Salientia: Microhylidae), *Wasmann J. Biol.*, 8:113-118.

Brayton, R. O., and G. M. Woodwell
1966 Effects of ionizing radiation and fire on *Gaylussica baccata* and *Vaccinium vacillans*, *Amer. J. Bot.*, 53:812-820.

Brock, T. R.
1966 *Principles of Microbial Ecology*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Brooks, J. L., and G. E. Hutchinson
1950 On the rate of passive sinking of *Daphnia*, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, 36:272-277.

Brooks, M.
1951 Effect of black walnut trees and their products on other vegetation, *W. Va. Univ. Agr. Exp. Stat. Bull.*, 347: 1-31.

1955 An isolated population of the varying hare, *J. Wildlife Manage.*, 19:54-61.

Brooks, W. S.
1968 Comparative adaptations of the Alaskan redpolls to the arctic environment, *Wilson Bull.*, 80:253-280.

Brower, J. V. Z.
1958 Experimental studies of mimicry in some North American butterflies: I, The monarch, *Danaus plexippus*, and Viceroy, *Limenitis archippus*; II, *Battus philenor* and *Papilio troilus*, *P. polyxenes* and *P. glaucus*; III, *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis*, *Evolution*, 12:32-47, 123-136, 273-285.

Brower, J. V. Z., and L. P. Brower
1962 Experimental studies of mimicry: VI, The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Enistalis vitatorum*), *Amer. Naturalist*, 97:297-307.

Brown, J. L.

1969 Territorial behavior and population regulation in birds: a review and reevaluation, *Wilson Bull.*, 81:293-329.

Brown, R. J. E.

1970 *Permafrost in Canada*, University of Toronto Press, Toronto.

Brown, R. J. E., and G. H. Johnson

1964 Permafrost and related engineering problems, *Endeavour*, 23:66-72.

Brown, W. L., and E. O. Wilson

1956 Character displacement, *System. Zool.*, 5:49-64.

Bruce, V. G.

1960 Environmental entrainment of circadian rhythms, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:29-47.

Bryson, R. A., and R. A. Fagotzkie

1960 On internal waves in lakes, *Limnol. Oceanogr.*, 5:397-408.

Buckner, C. H., and W. J. Turnock

1965 Avian predation on the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg) (Hymenoptera: Tenthredinidae), *Ecology*, 46:223-236.

Budyko, M. I.

1963 *The Heat Budget of the Earth*, Hydrological Publishing House, Leningrad.

Buell, M. F., and R. E. Wilbur

1943 Life form spectra of the hardwood forests of the Itasca Park region, Minnesota, *Ecology*, 29:352-359.

Bullen, F. T.

1966 Locusts and grasshoppers as pest of crops and pasture—a preliminary economic approach, *J. Applied Ecol.*, 3:147-168.

Bünning, E.

1935a Zur Kenntnis der erblichen Tagesperiodizität bei den Primärblättern von *Phaseolus multifloris*, *Jb. Wiss. Botany*, 81:411ff.

1935b Zur Kenntnis der endogenen Tagesrhythmis bei Insekten und bei Pflanzen, *Ber. Deut. Botan. Ges.*, 53:594-623.

1964 *The Physiological Clock*, 2d ed., Academic, New York, N.Y.

Bünning, E., and G. Joerrens

1960 Tagesperiodische antagonistische Schwankungen der Blauviolettund Gelbrot-Empfindlichkeit als Grundlage der photoperiodischen Diapause-Induktion bei *Pieris brassicae*, *Z. Naturforsch.*, 15b:205-223.

Bünsow, R.

1953 Endogene Tagesrhythmis und Photoperiodismus bei *Kalanchoe blossfeldiana*, *Planta*, 42:220-252.

Burdick, G. E., et al.

1964 The accumulation of DDT in lake trout and the effect of reproduction, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 93:127-136.

Burt, W. V., and J. Queen

1957 Tidal overmixing in estuaries, *Science*, 126:973-974.

Cain, S. A., and G. M. Castro

1959 *Manual of Vegetation Analysis*, Harper & Row, New York, N.Y.

Caldwell, L. K.

1970 The ecosystem as a criterion for public land policy, *Nat. Resources J.*, 10:203-220.

California Fish and Game Commission

1972 *At the Crossroads: A Report on California's Endangered and Rare Fish and Wildlife*, California Fish and Game Comm., Sacramento, Calif.

Carlisle, A., A. H. F. Brown, and E. J. White

1968 The organic matter and nutrient elements in the precipitation beneath a sessile oak canopy, *J. Ecol.*, 54:87-98.

Carri, A.

1962 Orientation problems in the high seas travel and territorial movements of marine turtles, *Amer. Scientist*, 50:359-374.

Carrick, R.

1963 Ecological significance of territory in the Australian magpie *Gymnorhina tibicen*, *Proc. Int. Om. Congr.*, 13:740-753.

1972 Population ecology of the Australian black headed magpie, royal penguin and silver gull. In *Population Ecology of Migratory Birds*, Wildlife Research Dept., No. 2, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. pp. 41-99.

Castri, F. Di

1970 Les grands problèmes qui se posent aux écologistes pour l'étude des écosystèmes du sol, in J. Phillipson (ed.), *Methods of Study in Soil Biology*, UNESCO, Paris, pp. 15-31.

Caughley, G.

1966 Mortality patterns in mammals, *Ecology*, 47:906-918.

1970 Eruption of ungulate populations with emphasis on Himalayan thar in New Zealand, *Ecology*, 51:53-72.

Caughley, G., and L. C. Birch

1971 Rate of increase, *J. Wildlife Manage.*, 35:658-663.

Chambers, G. D., K. C. Sadler, and R. P. Breitenbach

1966 Effects of dietary calcium levels on egg production and bone structure of pheasants, *J. Wildlife Manage.*, 30:65-73.

Changnon, S. A.

1968 La Porte weather anomaly: fact or fiction?, *Bull. Amer. Metero. Soc.*, 49:4-11.

Chapman, V. J.

1960 *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*, Wiley, New York, N.Y.

Chappel, H. G.

1963 The effect of ionizing radiation on *Smilax* with special reference to the protection afforded by their production of underground vegetative structures, in S. Holtz and Clement (eds.), *Radioecology*, pp. 289-294.

Cheatum, E. L., and C. W. Severinghaus

1950 Variations in fertility of white-tailed deer related to range conditions, *Trans. North Amer. Wildlife Conf.*, 15:170-189.

Chew, R. M., and A. E. Chew

1970 Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community, *Ecol. Monogr.*, 40:1-21.

Chitty, D.

1952 Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire, in 1936-9, *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, 236:505-552.

1960 Population processes in the vole and their reference to general theory, *Can. J. Zool.*, 38:99-113.

Chow, T. J.

1970 Lead accumulation in roadside soil and grass, *Nature*, 225:295-296.

Chow, T. J., and J. L. Earl

1970 Lead aerosols in the atmosphere: increasing concentrations, *Science*, 169:577-580.

Christensen, A. M., and J. J. McDermott

1958 Life history of the oyster crab *Pinnotheres ostreum*, *Biol. Bull.*, 114:146-179.

Christian, J. J.

1963 Endocrine adaptative mechanisms and the physiologic regulation of population growth, in W. V. Mayer and R. G. Van Gelder (eds.), *Physiological Mammalogy*, Vol. 1, *Mammalian Populations*, pp. 189-353, Academic, New York, N.Y.

Christian, J. J., and D. E. Davis

1964 Endocrines, behavior and populations, *Science*, 146:1550-1560.

Christy, H. R.
1952 Vertical temperature gradients in a beech forest in central Ohio. *Ohio J. Sci.*, 52:199-209.

Clark, C.
1967 *Population Growth and Land Use*, Macmillan, London and St. Martins Press, New York, N.Y.

Clark, F. W.
1972 Influence of jackrabbit density on coyote population change. *J. Wildlife Manage.*, 36:343-356.

Clarke, J. F.
1969 Nocturnal urban boundary layer over Cincinnati, Ohio. *Monthly Weather Rev.*, 97:582-589.

Clausen, J.
1966 Population studies of alpine and subalpine races of conifers and willows in the California High Sierra Nevada. *Evolution*, 19:56-68.

Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey
1948 Experimental studies on the nature of species: III. Environmental responses of climatic races of Achillea, Carnegie Inst. Wash. Publ. No. 581.

Clawson, S. G.
1958-59 Fire ant eradication and quail. *Alabama Conserv.*, 30(4):14-15, 25.

Clements, F. C.
1916 *Plant Succession*, Carnegie Inst. Wash. Publ. 242, Washington, D.C.

1920 *Plant Indicators: The Relation of Plant Communities to Process and Practice*, Carnegie Inst. Wash. Publ. 290, pp. 1-388.

Cloudsley-Thompson, J. L.
1956 Studies in circadian rhythms: VII. Humidity responses and nocturnal activity in woodlice (Isopoda). *J. Exp. Biol.*, 33:576-582.

1960 Adaptive functions of circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:345-355.

Cochrane, C. R.
1968 Fire ecology in southeastern Australian sclerophyll forests. *Proc. 8th Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, pp. 15-40.

Cody, M. L.
1968 On the methods of resource division in grassland bird communities. *Amer. Naturalist*, 102:107-147.

1969 Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *Condor*, 71:222-239.

Cody, M. L., and J. H. Brown
1970 Character divergence in Mexican birds. *Evolution*, 24:304-310.

Cole, D. W., S. P. Gessel, and S. F. Dice
1967 Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium in a second-growth Douglas-fir ecosystem, in *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, pp. 197-232.

Cole, L. C.
1946 A study of the cryptozoa of an Illinois woodland. *Ecol. Monographs*, 16:49-86.

Colless, D. H.
1970 The relationship of evolutionary theory to phenetic taxonomy. *Evolution*, 24:721-722.

Collins, C. C.
1962 Influence of strip mining on the hydrological environment of parts of Beaver Creek Basin, Ky., 1955-1959. *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 427-B.

Connell, J. H.
1961 The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42:710-723.

Connell, J. H., and E. Orias
1964 The ecological regulation of species diversity. *Amer. Naturalist*, 98:399-414.

Cook, C. W., L. A. Stoddard, and L. E. Harris
1954 The nutritive value of winter range plants in the Great Basin. *Utah Agr. Exp. Sta. Bull.* No. 372.

Cooke, F., and F. G. Coch
1968 The genetics of polymorphism in the goose *Anser caerulescens*. *Evolution*, 22:289-300.

Cooke, F., and J. R. Ryder
1971 The genetics of polymorphism in the Ross Goose (*Anser rossii*). *Evolution*, 25:483-496.

Cooke, G. D.
1967 The pattern of autotrophic succession in laboratory microcosms. *Bioscience*, 17:717-721.

Cooper, C. F.
1960 Changes in vegetation, structure and growth of southwestern pine forests since white settlement. *Ecol. Monographs*, 30:129-164.

Cope, O. B.
1971 Interaction between pesticides and wildlife. *Ann. Rev. Entomology*, 16:325-364.

Cordone, A. L., and W. Kelly
1961 The influence of inorganic sediment on the aquatic life of streams. *Calif. Fish Game*, 47:189-228.

Core, E.
1966 Vegetation of West Virginia, McClain, Parsons, W. Va.

Comforth, I. S.
1970a Leaf-fall in a tropical rain forest. *J. Appl. Ecol.*, 7:603-608.

1970b Reafforestation and nutrient reserves in the humid tropics. *J. Appl. Ecol.*, 7:609-615.

Cornwallis, R. K.
1969 Farming and wildlife conservation in England and Wales. *Biol. Cons.*, 1:142-147.

Coupland, R. T.
1950 Ecology of mixed prairie in Canada. *Ecol. Monographs*, 20:217-315.

1958 The effects of fluctuations in weather upon the grassland of the Great Plains. *Botan. Rev.*, 24:273-317.

1959 Effect of changes in weather conditions upon grasslands in the northern Great Plains, in H. E. Sprague (ed.), 1959, *Grassland*, American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., 291-306.

Coutant, C.
1970 Biological aspects of thermal pollution: I. Entrainment and discharge canal effects. *CRC Critical Rev. Environ. Control*, Nov. 1970, 341-381.

Cowan, R. L.
1962 Physiology of nutrition as related to deer. *Proc. 1st Natl. White-tailed Deer Disease Symp.*, pp. 1-8.

Cowles, H. C.
1899 The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botan. Gaz.*, 27:95-117, 167-202, 281-308, 361-391.

Cox, C. B., I. N. Healey, and P. D. Moore
1973 *Biogeography, An Ecological and Evolutionary Approach*, Blackwell, Oxford.

Crombie, A. C.
1947 Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.*, 16:44-73.

Crossley, D. A., Jr., and K. K. Bohnsack
1960 Long-term ecological study in the Oak Ridge area: III. Oribatid mite fauna in pine litter. *Ecology*, 41:628-638.

Cummins, K. W.
1974 Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience*, 24:631-641.

1975 The importance of different energy sources in freshwater ecosystems, in National Academy of Science, *Productivity of World Ecosystems*, Washington, D.C. pp. 50-54.

Curtis, J. T.
 1959 *The Vegetation of Wisconsin*, p. 657, University of Wisconsin Press, Madison, Wis.
Curtis, J. T., and R. P. McIntosh
 1951 An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin, *Ecology*, 32:476-496.

Dahl, E.
 1955 Some aspects of the ecology and zonation of the fauna of sandy beaches, *Oikos*, 4:1-27.

Dahlberg, B. L., and R. C. Guettlinger
 1956 The white-tailed deer in Wisconsin, *Tech. Wildlife Bull.* No. 14, Wisconsin Conserv. Dept., Madison.

Dale, T., and V. G. Carter
 1955 *Topsoil and Civilization*, p. 270, University of Oklahoma Press, Norman, Okla.

Dansereau, P.
 1945 Essai de correlation sociologique entre les plantes supérieures et les poissons de la Beine du Lac Saint-Louis, *Rev. Can. Biol.*, 4:369-417.

1959 Vascular aquatic plant communities of southern Quebec: a preliminary analysis, *Trans. 10th Northeast Wildlife Conf.*, pp. 27-54.

Danseveau, P., and F. Segadas-Vianna
 1952 Ecological study of the peat bogs of eastern North America, *Can. J. Bot.* 30:490-520.

Darling, F. F.
 1937 *A Herd of Red Deer*, Oxford, London.

1960 *Wildlife in an African Territory*, Oxford University Press, London.

Darlington, P. J., Jr.
 1957 *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*, Wiley, New York, N.Y.

Darwin, C.
 1881 *The Formation of Vegetable Mould Through the Action of Worms, with Observations on Their Habits*, Murray, London.

Dasmann, R. F.
 1964 *Wildlife Biology*, Wiley, New York, N.Y.

Daubenmire, R. F.
 1959 *Plants and Environment: A Textbook of Plant Autecology*, Wiley, New York.

1966 Vegetation: identification of typal community, *Science*, 151:291-298.

1968a Soil moisture in relation to vegetation distribution in the mountains of northern Idaho, *Ecology*, 49:431-438.

1968b Ecology of fire in grasslands, *Adv. in Ecological Res.*, 5:208-266.

1968c *Plant Communities: A Textbook of Plant Synecology*, Harper & Row, New York, N.Y.

Davis, D. E.
 1960 A chart for estimation of life expectancy, *J. Wildlife Manage.*, 24:344-348.

Davis, J. H.
 1940 The ecology and geologic role of mangroves in Florida, *Papers Tortugas Lab.*, 32:302-412.

Davis, T. A. W., and P. W. Richards
 1933 The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: An ecological study of a limited area of tropical rain forest, *Ecology*, 19:503-514.

Dawson, P. S.
 1968 Xenocide, suicide and cannibalism in flour beetles, *Amer. Naturalist*, 102:97-105.

Dawson, W. R., and G. A. Bartholomew
 1968 Temperature regulation and water economy of desert birds, in G. W. Brown (ed.), *Desert Biology*, Academic, New York, N.Y.

Decoursey, Patricia J.
 1960a Phase control of activity in a rodent, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:49-54.

1960b Daily light sensitivity rhythm in a rodent, *Science*, 131:33-35.

1961 Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel, *Glaucomys volans*, *Z. Vergleich. Physiol.*, 44:331-354.

Deevey, E. S.
 1947 Life tables for natural populations of animals, *Quart. Rev. Biol.*, 22:283-314.

Deitz, R. S., and J. C. Holden
 1970 Reconstruction of Pangea: breakup and dispersion of continents, Permian to present, *J. Geophys. Res.*, 75:4939-4956.

1970 The breakup of Pangea, *Sci. Amer.*, 223(4):30-41.

Delacour, J., and C. Vaurie
 1950 Les mesanges charbonnières (révision de l'espèce *Parus major*), *L'Oiseau*, 20:91-121.

Delong, K. T.
 1966 Population ecology of feral house mice: interference by *Microtus*, *Ecology*, 47:481-484.

Dethier, V. G.
 1970 Chemical interactions between plants and insects, in E. Sonheimer and J. B. Simone (eds.), *Chemical Ecology*, Academic, New York, N.Y., pp. 83-102.

Dice, L. R.
 1943 *The Biotic Provinces of North America*, University of Michigan Press, Ann Arbor, Mich.

D'Itri, F.
 1971 Mercury accumulation in the aquatic environment, *Proc. 162d Amer. Chem. Soc. Meeting*, Washington, D.C.

Dix, R. L.
 1960 The effects of burning on the mulch structure and species composition of grassland in western North Dakota, *Ecology*, 41:49-56.

Dix, R. L., and F. E. Smeins
 1967 The prairie, meadow, and marsh vegetation of Nelson County, North Dakota, *Can. J. Bot.*, 45:21-58.

Dixon, A. F. G.
 1970 Quality and availability of food for a sycamore aphid population, in A. Watson (ed.), *Animal Populations in Relation to Their Food Resources*, Blackwell, Oxford.

Dobzhansky, T.
 1947 Effectiveness of intraspecific and interspecific matings in *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*, *Amer. Naturalist*, 81:66-73.

1950 Evolution in the tropics, *Amer. Sci.*, 38:209-221.

Doty, M. S.
 1957 Rocky intertidal surfaces, in J. Hedgpeth (ed.), *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology: I, Ecology*, pp. 535-585.

Dowdy, W. W.
 1944 The influence of temperature on vertical migration of invertebrates inhabiting different soil types, *Ecology*, 25:449-460.

1951 Further ecological studies on stratification of the arthropods, *Ecology*, 32:37-52.

Drift, J. Van Der
 1951 Analysis of the animal community in a beech forest floor, *Tijdschrift voor Entomologie*, 94:1-168.

Duce, R. A., et al.
 1972 Enrichment of heavy metals and organic compounds in the surface microlayer of Narragansett Bay, Rhode Island, *Science*, 176:161-163.

Duffey, E., et al.
 1974 *Grassland Ecology and Wildlife Management*, Chapman and Hall, London.

Dugdale, R. C., and J. J. Goering
 1967 Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity, *Limnol. and Oceanogr.*, 12:196-206.

Duvigneaud, P., and S. Denaecker-Desmet
 1967 Biomass, productivity and mineral cycling in deciduous forests in Belgium, in *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, pp. 167-186.

1970 Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests, in D. Reichle (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, Springer-Verlag, New York, N.Y. pp. 199-225.

Dybas, H. S., and M. Lloyd
 1962 Isotopic labeling in two-synchronized species of periodical cicadas (Homoptera, Cicadidae, Magicada), *Ecology*, 43:444-459.

Dysterhaus, E. J., and E. M. Schmutz
 1947 Natural mulches or a litter of grasslands"; with kinds and amounts on a southern prairie, *Ecology*, 28:163-179.

Eastwood, E.
 1971 *Radar Ornithology*, Methuen, London.

Eaton, T. H., Jr., and R. F. Chandler, Jr.
 1942 The fauna of the forest humus layers in New York, Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem. No. 247.

Edeburn, R.
 1947 A study of the breeding distribution of birds in a typical upland area, *Proc. W.Va. Acad. Sci. V 18*, W.Va. Univ. Bull. Ser. 47, No. 9-I pp. 34-47.

Edmondson, W. T.
 1956 The relation of photosynthesis by phytoplankton to light in lakes, *Ecology*, 37:161-174.

1969 Eutrophication in North America, in *Eutrophication: Causes, Consequences, Correctives*, National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 124-149.

1970 Phosphorus, nitrogen, and algae in Lake Washington after diversion of sewage, *Science*, 169:690-691.

Edwards, C. A.
 1969 Effects of gamma radiation on populations of soil invertebrates, in D. J. Nelson and F. C. Evans (eds.), *Symposium on Radioecology: A.E.C. Report CONF-670503*, National Clearinghouse for Technical Information, Springfield, Va., pp. 68-77.

Egler, F. E.
 1953 Vegetation management for rights-of-way and roadsides, *Smithsonian Inst. Ann. Rep.* 1953, pp. 299-322.

1954 Vegetation science concepts: initial floristic composition—a factor in old field vegetation development, *Vegetatio*, 4:412-417.

Ehrlich, P. R., and P. H. Raven
 1964 Butterflies and plants: a study in coevolution, *Evolution*, 18:586-608.

Eisner, T.
 1970 Chemical defense against predation in arthropods, in E. Sondheimer and J. Simeone (eds.), *Chemical Ecology*, Academic, New York, N.Y. pp. 157-217.

Eisner, T., and J. Meinwald
 1966 Defensive secretions of arthropods, *Science*, 153:1341-1350.

Elliot, J. M.
 1965 Daily fluctuations of drift invertebrates in a Dartmoor stream, *Nature*, 255:1127-1129.

1967 Invertebrate drift in a Dartmoor stream, *Arch. Hydrobiol.*, 63:202-237.

Ellis, M. M.
 1936 Erosion silt as a factor in aquatic environments, *Ecology*, 17:29-42.

Ellison, L.
 1960 Influence of grazing on plant succession on range lands, *Botan. Rev.*, 26:1-78.

Elster, H. J.
 1965 Absolute and relative assimilation rates in relation to phytoplankton populations, in C. R. Goldman (ed.), *Primary Productivity in Aquatic Environments*, Mem. 1st Ital. Idrobiol. 18 Suppl., University of California Press, Berkeley, Calif. pp. 79-103.

Elton, C. S.
 1927 *Animal Ecology*, Sidgwick & Jackson, London.

1958 *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, Methuen, London.

Emanuelsson, A., E. Eriksson, and H. Egner
 1954 Composition of atmospheric precipitation in Sweden, *Tellus*, 3:261-267.

Emlen, J. M.
 1973 *Ecology: An Evolutionary Approach*, Addison-Wesley, Reading, Mass.

Emlen, J. T., Jr.
 1940 Sex and age ratios in the survival of California quail, *J. Wildlife Manage.*, 4:92-99.

1952 Social behavior in nesting cliff swallows, *Condor*, 54:177-199.

Engle, L. G.
 1960 Yellow poplar seedfall pattern, *Central States For. Expt. Stat.*, Note 143.

Engelmann, M. D.
 1961 The role of soil arthropods in the energetics of an old field community, *Ecol. Monographs*, 31:221-238.

Enright, J. T.
 1963a The tidal rhythm of activity of a sand beach amphipod, *Z. Vergleich Physiol.*, 46:276-313.

1963b Endogenous tidal and lunar rhythms, *Proc. XVI Intern. Congress Zool.*, pp. 355-359.

1965 Entrainment of a tidal rhythm, *Science*, 147:864-867.

1966 Influences of seasonal factors on the activity onset of the house finch, *Ecology*, 47:662-666.

1970 Ecological aspects of endogenous rhythmicity, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1:221-238.

Epling, C.
 1947 Natural hybridization of *Salvia apiana* and *S. mellifera*, *Evolution*, 1:69-78.

Eriksson, E.
 1952 Composition of atmospheric precipitation: I, Nitrogen compounds, *Tellus*, 4:214-232.

1963 The yearly circulation of sulfur in nature, *J. Geophys. Res.*, 60:4001-4008.

Erington, P.
 1946 Predation and vertebrate populations, *Quart. Rev. Biol.*, 21:144-177.

Erington, P. L.
 1963 *Muskot Populations*, The Iowa State University Press, Ames, Iowa.

Eustis, A. B., and R. H. Hiller
 1954 Stream sediment removal by controlled reservoir releases, *Progressive Fish Culturalist*, 16:30-35.

Evans, A. C.
 1948 Studies on the relationships between earthworms and soil fertility: II, Some effects of earthworms on soil structure, *Ann. Appl. Biol.*, 35:1-13.

Evans, A. C., and W. J. McLaren Guild
 1948 Studies on the relationships between earthworms and soil fertility: V, Field populations, *Ann. Appl. Biol.*, 35:485-493.

Evans, F. C., and S. A. Cain
 1952 Preliminary studies on the vegetation of an old-field community in southeastern Michigan, *Contrib. Lab. Vert. Biol.*, University of Michigan, Ann Arbor, Mich., 51:1-17.

Ewer, R. F.
 1958 *Ethology of Mammals*, Plenum, New York, N.Y.

Eyre, S. R.
 1963 *Vegetation and Soils: A World Picture*, Aldine, Chicago, Ill.

Farner, D. S.

- 1959 Photoperiodic control of animal gonadal cycles in birds, in R. B. Withrow (ed.), *Photoperiodism and Related Phenomena*, American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., pp. 717-758.
- 1964a The photoperiodic control of reproductive cycles in birds, *Amer. Scientist*, 52:137-156.
- 1964b Time measurement in vertebrate photoperiodism, *Amer. Naturalist*, 98:375-386.

Farnsworth, E., and F. Golley, (eds.)

- 1973 *Fragile Ecosystems*, Springer Verlag, New York, N.Y.

Felton, P. M., and H. W. Lull

- 1963 Suburban hydrology can improve watershed conditions, *Public Works*, 94:93-94.

Fichter, E.

- 1954 An ecological study of invertibrates of grassland and deciduous shrub savanna in eastern Nebraska, *Amer. Midland Naturalist*, 51:321-439.

Fischer, A. G.

- 1960 Latitudinal variation in organic diversity, *Evolution*, 14:64-81.

Fischer, K.

- 1960 Experimentelle Beeinflussung der inneren Uhr bei der Sonnenkompassorientierung und der Laufaktivität von *Lacerta viridis Laur.*, *Naturwissenschaften*, 47:287-288.

Fisher, S. G. and G. E. Likens

- 1973 Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism, *Ecol. Monogr.*, 43:421-439.

Fleagle, R. G. and J. A. Businger

- 1963 An Introduction to Atmospheric Physics, International Geophysical Series, Vol. 5, Academic, New York, N.Y.

Fons, W. L.

- 1940 Influence of forest cover on wind velocity, *J. Forestry*, 38:481-486.

Forsslund, K. H.

- 1947 Nagot om insamlingsmetodiken vid markfaunaundersökningar, *Medd Skogsforsoksanst*, Stockholm, 37:1-22.

Fortescue, J. A. C., and G. C. Martin

- 1970 Micronutrients: forest ecology and systems analysis, in D. E. Richle (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, Springer-Verlag, New York, N.Y., pp. 173-198.

Fortney, R. H.

- 1975 The vegetation of Canaan Valley. A taxonomic and ecological study, Ph.D. Thesis, West Virginia University, Morgantown, W.Va.

Fowells, H. A.

- 1948 The temperature profile in a forest, *J. Forestry*, 46:897-899.
- 1965 *Silvics of Forest Trees of the United States*. USDA Agricultural Handbook.

Francis, W. J.

- 1970 The influence of weather on population fluctuations in California quail, *J. Wildlife Manage.*, 34:249-266.

Frank, F.

- 1957 The causality of microtine cycles in Germany, *J. Wildlife Manage.*, 21:113-121

Franklin, J. F., and C. T. Dryness

- 1973 *Natural Vegetation of Oregon and Washington*. USDA Forest Service General Tech. Report. PNW-8.

Franz, H.

- 1950 *Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege*, Akademie-Verlag, Berlin, p. 316.

French, C. E., et al.

- 1955 Nutritional requirements of white-tailed deer for growth and antler development, *Penn. State Univ. Agr. Exp. Sta. Bull.* No. 600.

Frenzel, G.

- 1936 Untersuchungen über die Tierwelt des Weisenbodens, Gustav Fischer, Jena.

Frink, C. R.

- 1969 Water pollution potential estimated from farm nutrient budgets, *Agron. J.*, 61:550-553.
- 1970 The nitrogen cycle of a dairy farm, in *Relationship of Agriculture to Soil and Water Pollution*, Cornell University, Ithaca, N.Y. pp. 127-133.
- 1971 Plant nutrients and water quality, *Agr. Sci. Rev.*, 9(2):11-25.

Frisch, K. Von

- 1954 *The Dancing Bees*, Methuen, London.

Gant, R. E., and E. E. C. Clebsch

- 1975 The allelopathic influences of *Sassafras albidum* in old field succession in Tennessee, *Ecology*, 56:604-615.

Gashwiler, J. S.

- 1970 Plant and mammal changes on a clearcut in West Central Oregon, *Ecology*, 51:1018-1026.

Gates, D.

- 1962 *Energy Exchange in the Biosphere*, Harper & Row, New York, N.Y.

Gause, G. F.

- 1934 *The Struggle for Existence*, Williams & Wilkins, Baltimore, Md.

Ghilarov, M. S.

- 1970 Soil biocoenosis, in J. Phillipson (ed.), *Methods of Study in Soil Ecology*, UNESCO, Paris, pp. 67-77.

Gilbertson, M., R. D. Morris, and R. A. Hunter

- 1976 Abnormal chicks and PCB residue levels in eggs of colonial birds on the lower Great Lakes (1971-1973), *Auk*, 93:434-442.

Gisborne, H. T.

- 1941 How the wind blows in the forest of northern Idaho, *Northern Rocky Mt. Forest Range Expt. Sta.*

Gleason, H. A.

- 1926 The individualistic concept of the plant association, *Bull. Torrey Bot. Club*, 53:7-26.

Goldsmith, J. R., and A. C. Hexter

- 1967 Respiratory exposure to lead: epidemiological and experimental dose-response relationship, *Science*, 158.

Golley, F. B.

- 1960 Energy dynamics of a food chain of an old-field community, *Ecol. Monogr.*, 30:187-206.

Good, E. E., and C. A. Dambach

- 1943 Effect of land use practices on breeding bird populations in Ohio, *J. Wildlife Manage.*, 7:291-297.

Gomez-Pompa, A., C. Vasquez-Yanes, and S. Guevara

- 1972 The tropical rainforest: a nonrenewable resource, *Science*, 177:762-765.

Goreau, T. F.

- 1963 Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 109:127-167.

Gould, S. J., and R. F. Johnson

- 1972 Geographic variation, *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 3:457-498.

Graham, S. A.

- 1958 Results of deer exclosure experiments in the Ottawa National Forest, *Trans. North Am. Wildlife Conf.*, 23:478-490.

Grant, V.

- 1963 *The Origins of Adaptations*, Columbia University Press, New York, N.Y.

Griggs, R. F.

- 1946 The timberlines of northern America and their interpretation, *Ecology*, 27:275-289.

Grinnell, J.

- 1924 Geography and evolution, *Ecology*, 5:225-229.
- 1917 The niche relationship of the California Thrasher, *Auk*, 21:364-382.

1928 The presence and absence of animals. *Nat. Geogr. Chron.*, 30:429-450. (Reprinted in J. Grinnell, *Joseph Grinnell's Philosophy of Nature*, University of California Press, Berkeley, Calif. 1943, pp. 187-208.)

Gross, M.
1972 *Oceanography*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Guhl, A. M., and W. G. Allee
1944 Some measurable effects of social organization in flocks of hens, *Physiol. Zool.*, 17:320-347.

Gullion, G. W.
1970 Factors influencing ruffed grouse populations, *Trans. N. Amer. Wildlife and Natural Resource Conf.*, 35:93-105.

Gysel, L. W.
1960 An ecological study of the winter deer range of elk and mule deer in the Rocky Mountain National Park, *J. Forestry*, 58:696-703.

Haarlov, N.
1960 Microarthropods from Danish soils, *Oikos*, Supplement No. 3, pp. 1-176.

Hacsckaylo, E.
1971 Metabolite exchanges in ectomycorrhizae, in E. Hacsckaylo (ed.), *Mycorrhizae*, USDA For. Ser. Misc. Publ. No. 1189.

Hadley, E. B., and R. P. Buccos
1967 Plant community composition and net primary production within a native eastern North Dakota prairie, *Amer. Mid. Natur.*, 77:116-127.

Hadley, E. B., and B. J. Kieckhefer
1963 Productivity of two prairie grasses in relation to fire frequency, *Ecology*, 44:389-395.

Hagan, D. C.
1960 Interrelationships of logging, birds, and timber regeneration in Douglas fir region of northwestern California, *Ecology*, 41:116-125.

Hairston, N. G.
1949 The local distribution and ecology of the plethodontid salamanders of the southern Appalachians, *Ecol. Monogr.*, 19:47-73.

1969 On the relative abundance of species, *Ecology*, 50:1091-1094.

Hairston, N. G., and C. H. Pope
1948 Geographic variation and speciation in Appalachian salamanders (*Plethodon jordani* Group), *Evolution*, 2:266-278.

Hamerstrom, F. N., Jr., O. E. Mattson, and F. Hamerstrom
1957 A guide to prairie chicken management, *Tech. Wildlife Bull.* No. 15, Wisconsin Department of Conservation, Madison, Wisc.

Hammel, H. T.
1956 Infrared emissivities of some arctic fauna, *J. Mammal.*, 37:375-378.

Hammond, A. L.
1972 Chemical pollution: polychlorinated biphenyls, *Science*, 175:155-156.

Hammond, J.
1953 Periodicity in animals: the role of darkness, *Science*, 177:389-390.

Hamner, W. M.
1963 Diurnal rhythm and photoperiodism in testicular recruitment of the house finch, *Science*, 142:1294-1295.

1968 The photorefractory period of the house finch, *Ecology*, 49:211-227.

Hanson, H. C.
1953 Vegetation types in northwestern Alaska and comparisons with communities in other arctic regions, *Ecology*, 34:111-140.

1958 Principles concerned in the formation and classification of communities, *Bot. Rev.*, 24:65-125.

Hardin, G.
1960 The competitive exclusion principle, *Science*, 131:1292-1297.

Harlan, J. R.
1972 Genetics of disaster, *J. Environ. Quality*, 1:212-215.

Harp, H., and R. W. Risebrough
1972 Pollutant concentrations in abnormal terms from Long Island Auk, 89:19-35.

Harper, J. A.
1964 Calcium is not consumed by pheasants in east-central Illinois, *J. Wildl. Manage.*, 28:265-270.

Harper, J. L.
1961 Approaches to the study of plant competition. In *Mechanisms in Biological Competition*, Symposium Soc. Exp. Biol. No. XV, pp. 1-268, Cambridge University Press, London.

1967 A Darwinian approach to plant ecology, *J. Ecol.*, 55:247-270.

1969 The role of predation in vegetational diversity, *Brookhaven Symposia in Biology*, No. 22, pp. 48-62.

Harper, J. L., and J. White
1974 The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.*, 5:419-463.

Harrington, R. W., Jr.
1959 Photoperiodism in fishes in relation to the annual sexual cycle, in Witherow (ed.), *Photoperiodism and Related Phenomena*, pp. 651-667.

Harris, T. M.
1958 Forest fire in the Mesozoic, *J. Ecol.*, 46:447-453.

Harrison, J. L.
1962 Distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest, *J. Anim. Ecol.*, 31:53-63.

Hart, J. S.
1951 Photoperiodicity in the female ferret, *J. Expt. Biol.*, 28:1-12.

Hartman, R. T., and C. L. Himes
1961 Phytoplankton from Pymatuning Reservoir in downstream areas of the Shenango River, *Ecology*, 42:180-183.

Hasler, A. D.
1960 Guideposts of migrating fishes, *Science*, 132:785-792.

1969 Cultural eutrophication is reversible, *Bioscience*, 19:425-431.

Hassell, M. P.
1966 Evaluation of parasite or predator response, *J. Anim. Ecol.*, 35:65-75.

Hastings, J. W.
1959 Unicellular clocks, *Ann. Rev. Microbiol.*, 13:297-312.

1970 Cellular-biochemical clock hypothesis, in F. Brown et al., *The Biological Clock*, Academic, New York, N.Y., pp. 61ff.

Heady, H. F.
1967 *Practices in Range Forage Production*, University of Queensland Press, Brisbane.

Hedgpeth, J. W. (ed.)
1957 Treatise in marine ecology and paleoecology: I, *Ecology*, Geological Soc. Amer. Mem. 67.

1957 Sandy beaches, in Hedgpeth (ed.), *Treatise in Marine Ecology and Paleoecology: I*, pp. 587-608.

Heilman, P. E.
1966 Change in distribution and availability of nitrogen with forest succession on north slopes in interior Alaska, *Ecology*, 47:825-831.

Heinselman, M. L.
1963 Forest sites, bog processes, and peatland types in the glacial Lake Agassiz region, Minnesota, *Ecol. Monogr.*, 33:327-374.

1971 The natural role of fire in northern coniferous forests, in *Fire in the Northern Environment: A Symposium*, Pacific Northwest Forest and Range Expt. Station, Portland, Ore., pp. 61-72.

Heller, H. C.
1971 Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): interspecific aggression, *Ecology*, 52:312-319.

Heller, H. C., and D. Gates
1971 Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): energy budgets, *Ecology*, 52:424-433.

Henning, W.
1966 *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana, Ill.

Henriksson, E.
1971 Nitrogen fixation by lichens, *Oikos*, 22:119-121.

Henry, S. M. (ed.)
1966 *Symbiosis*, Academic, New York, N.Y.

Hickey, J. J.
1952 *Survival Studies of Banded Birds*, U.S. Fish and Wildlife Serv. Spec. Sci. Rep. 15.

Hirst, E.
1974 Food related energy requirements, *Science*, 186:134-138.

Hoese, H. D.
1960 Biotic changes in a bay associated with the end of a drought, *Limnol. Oceanogr.*, 5:326-336.

Hoffman, K.
1959 Die Aktivitätsperiode von im 18-und-36-stunden-tag-eibrüteten Eidechsen, *Z. Vergleich. Physiol.*, 42:422-432.

1963 Zur Beziehung zwischen Phasenlage und Spontanfreigang bei der endogenen Tagesperiode, *Z. Naturforsch.*, 18b:154-157.

1965 Clock-mechanisms in celestial orientation of animals, in J. Aschoff (ed.), *Circadian Clocks*, North Holland Publishing Co., Amsterdam.

Holling, C. C.
1959 The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly, *Cn. Entomologist*, 91:293-320.

1961 Principles of insect predation, *Ann. Rev. Entomol.*, 6:163-182.

1966 The functional response of invertebrate predators to prey density, *Mem. Entomol. Soc. Canada*, No. 48, pp. 1-86.

Holloway, C. W.
1970 Threatened vertebrates in northern circumpolar regions, in W. A. Fuller and P. G. Kevan (eds.), *Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands*, IUCN Publ., n.s. 16:175-192.

Holmgren, R. C.
1956 Competition between annuals and young bitterbrush (*Purshia tridentata*) in Idaho, *Ecology*, 37:370-377.

Hope, J. G.
1943 An investigation of the litter fauna of two types of pine forest, *Bull. Wagner Free Inst. Sci.*, Philadelphia, 18:1-7.

Hopkins, H. H.
1954 Effect of mulch upon certain factors of the grassland environment, *J. Range Manage.*, 7:255-258.

Hopkins, S. H.
1958 The planktonic larvae of *Polyceros websteri* Hartman (Annelida, Polychaeta) and their settling on oysters, *Bur. Marine Sci. of Gulf and Caribbean*, 8:268-277.

Horn, H. S.
1974 The ecology of secondary succession, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:25-37.

Horn, M. H., J. M. Teal, and R. M. Backus
1970 Petroleum sludge on the surfaces of the sea, *Science*, 168:245-246.

Hombeck, J. W.
1970 The radiant energy budget of clearcut and forested sites in West Virginia, *För. Sci.*, 16:139-145.

Hornecker, M. G.
1969 Winter territoriality in mountain lions, *J. Wildlife Manage.*, 33:457-464.

1970 An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho primitive area, *Wildlife Monogr.*, No. 21, Wildlife Society, Washington, D.C.

Howard, W. E.
1960 Innate and environmental dispersal of individual vertebrates, *Amer. Midland Naturalist*, 63:152-161.

Ivall, D. L.
1970 Contemporary systematic philosophies, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1:19-54.

Humphrey, R. R.
1968 The desert grassland, a history of vegetational changes and an analysis of causes, *Bot. Rev.*, 24:193-252.

Humphrey, R. R.
1963 The role of fire in the desert and desert grassland areas of Arizona, *Proc. 2nd Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Confer.*, 45-61.

Hunt, E. G., and A. I. Bischoff
1960 Inimical effects on wildlife of periodic DDT applications to Clear Lake, Calif. *Fish Game*, 46:91-105.

Hunt, L. B.
1960 Songbird breeding populations in DDT-sprayed Dutch elm disease communities, *J. Wildlife Manage.*, 24:139-146.

Hurd, L. E., and L. L. Wolf
1974 Stability in relation to nutrient enrichment in Arthropod consumers of old field succession ecosystems, *Ecol. Monogr.*, 44:465-482.

Hutchinson, G. E.
1957 *A Treatise on Limnology*, Vol. 1, Geography, Physics, Chemistry, Wiley, New York, N.Y.

1969 Eutrophication, past and present, in *Eutrophication: Causes, Consequences, Correctives*, National Academy of Sciences, Washington, D.C., pp. 12-26.

Hyder, D. N.
1969 The impact of domestic animals on the structure and function of grassland ecosystems in R. L. Dix and R. G. Beidleman, *The Grassland Ecosystem: A Preliminary Synthesis*, Colorado State University Range Sciences Dept., Sci. Ser. No. 2, pp. 243-260.

Hynes, H.
1970 *Biology of Running Water*, University of Toronto Press, Toronto.

Illies, J., and L. Botosaneanu
1963 Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique, *Mitt. Int. Verein theor. Angew. Limnol.*, 12:1-57.

Jacot, A. P.
1940 The fauna of the soil, *Quart. Rev. Biol.*, 15:38-59.

Jaffe, L. S.
1970 The global balance of carbon monoxide, in S. F. Singer (ed.), *Global Effects of Environmental Pollution*, Springer-Verlag, New York, N.Y., pp. 34-49.

Janzen, D. H.
1969 Seed-eaters versus seed size, number, toxicity, and dispersal, *Evolution*, 23:1-27.

1970 Herbivore and the number of tree species in tropical forests, *Amer. Naturalist*, 104:501-528.

1971 Seed predation by animals, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2:465-492.

Jardine, J. T., and M. Anderson
1919 Range management on the National Forests, USDA
Agr. Bull., 790:1-98.

Jaworski, N. A., and L. J. Helling
1970 Relative contributions of nutrients to the Potomac
River Basin from various sources, in *Relationship of Agriculture to Soil and Water Pollution*, Cornell University
Press, Ithaca, N.Y., pp. 134-136.

Jennings, C. D., and C. Osterberg
1969 Sediment radioactivity in the Columbia River Estuary,
in D. Nelson and F. Evans (eds.), *Symposium on Radio-ecology*, pp. 300-318.

Jenny, H.
1933 Soil fertility losses under Missouri conditions, *Missouri Agr. Exp. Sta. Bull.*, 324.

Joensuu, O. I.
1971 Fossil fuels as a source of mercury pollution, *Science*,
172:1027-1028.

Johannes, R. E.
1967 Ecology of organic aggregates in the vicinity of coral
reef, *Limnol. Oceanogr.*, 12:189-195.

1968 Nutrient regeneration in lakes and oceans, in M. R.
Droop and E. J. Ferguson (eds.), *Advances in the Microbiology of the Sea*, Vol. 1, Academic, New York, N.Y.,
pp. 203-213.

Johnson, D. W.
1968 Pesticides and fishes: A review of selected literature,
Trans. Amer. Fish. Soc., 97:398-424.

Johnson, F. S.
1970 The oxygen and carbon dioxide balance in the earth's
atmosphere, in F. S. Singer (ed.), *Global Effects of Environmental Pollution*, Springer-Verlag, New York, N.Y.,
pp. 4-11.

Johnson, P. L., and W. O. Billings
1962 The alpine vegetation of the Beartooth Plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns, *Ecol. Monogr.*, 32:105-135.

Johnston, J. W.
1936 The macrofauna of soils as affected by certain coniferous and hardwood types in the Harvard Forest, Ph.D.
dissertation, Harvard University Library, Cambridge,
Mass.

Johnston, R. F.
1956a Predation by short-eared owls in a Salicornia salt
marsh, *Wilson Bull.*, 68:91-102.

1956b Population structure in salt marsh song sparrows
Part II, Density, age structure and maintenance, *Condor*,
58:254-272.

Johnston, R. F., and R. K. Selander
1971 Evolution in the house sparrow: II, Adaptive differentiation in North American populations, *Evolution*,
25:1-28.

Johnston, V. R.
1947 Breeding birds of the forest edge in Illinois, *Condor*,
49:45-53.

Jones, M. G.
1933 Grassland Management and its influence on the sward,
Emp. J. Exp. Agri. 1:43-57, 122-128, 223-234,
360-366, 366-367.

Jordan, C. F., and J. R. Kline
1972 Mineral cycling: some basic concepts and their application in a tropical rain forest, *Ann. Rev. Ecol. and Systematics*, 3:33-50.

Jordan, C. F., J. R. Kline, and D. S. Sasscer
1972 Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems,
Amer. Nat., 106:237-253.

Jordan, P. A., D. B. Botkin, and M. L. Wolfe
1970 Biomass dynamics in a moose population, *Ecology*
52:147-152.

Kabat, C., and D. R. Thompson
1963 Wisconsin Quail, 1834-1962: Population dynamics
and habitat management, *Tech. Bull. No. 30*, Wisconsin
Department of Conservation, Madison, Wisc.

Kalinin, G. R., and V. D. Bykov
1960 The world's water resources, present and future, *Impact of Science on Society*, 19:135-150.

Kalle, K.
1971 Salinity: general introduction, in O. Kinne (ed.),
Marine Ecology, Vol. 1, "Environmental Factors," Part 2,
Wiley, New York, N.Y., pp. 683-688.

Karplus, M.
1949 Bird activity in continuous day-light of arctic summer,
Bull. Ecol. Soc. Amer., 30:60.

Karr, J. R.
1971 Structure of avian communities in selected Panama
and Illinois habitats, *Ecol. Monogr.*, 41:207-233.

Karr, J. R., and R. R. Roth
1971 Vegetation structure and avian diversity in several New
World areas, *Amer. Natur.*, 105:423-435.

Keast, A.
1959 Australian birds: their zoogeography and adaptation to
an arid continent, *Biogeography and Ecology in Australia*, 8:89-114.

Keith, J. O., L. A. Woods, and E. G. Hunt
1970 Reproductive failure in brown pelican, *Trans. 35th North Amer. Wildlife and Nat. Resource Conf.*, pp.
56-63.

Keith, L. B.
1963 *Wildlife's Ten-year Cycle*, University of Wisconsin
Press, Madison, Wisc.

Keith, L.
1974 Some features of population dynamics in mammals,
Trans. Int. Congr. Game Biologists, Stockholm.

Kellogg, C. E.
1936 Development and significance of the great soil groups
of the United States, *USDA Misc. Publ.* 229.

Kendeigh, S. C.
1932 A study of Menier's temperature laws, *Wilson Bull.*,
44:129-143.

1945 Community selection by birds on the Helderberg Plateau of New York, *Auk*, 62:418-436.

Kenk, R.
1949 The animal life of temporary and permanent ponds in
southern Michigan, *Misc. Publ. Mus. Zool.*, University of
Michigan, Ann Arbor, Mich., No. 71, pp. 1-66.

Kerster, H. W.
1968 Population age structure in the prairie forb, *Liatris aspera*, *Bioscience*, 18:430-432.

Ketchum, B. H.
1951 The exchanges of fresh and salt waters in tidal estuaries, *J. Marine Res.*, 10:18-38.

1954 Relation between circulation and planktonic populations in estuaries, *Ecology*, 35:191-200.

1967 The phosphorus cycle and productivity of marine phytoplankton, in *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, University of Maine Press, Orono, Me., pp. 32-51.

Ketchum, B. H., and N. Corwin
1965 The cycle of phosphorus in a plankton bloom in the
Gulf of Maine, *Limnol. and Oceanogr. Supp.* to vol. 10,
pp. R148-R161.

Kettewell, H. B. D.
1961 The phenomenon of industrial melanism in Lepidoptera, *Ann. Rev. Entomol.*, 6:245-262.

1965 Insect survival and selection for pattern, *Science*,
148:1290-1296.

Kearns, D. K. M.C.E.
 1955 *Soil Zoology*, Butterworth, Washington, D.C.
 1962 *Soil Animals*, Philosophical Library, New York, N.Y.

Keyfitz, N., and W. Flieger
 1971 *Population Facts and Methods of Demography*, Freeman, San Francisco, Calif.

Kiester, A. R.
 1971 Species density of North American amphibians and reptiles, *Syst. Zool.* 20:127-137.

Kinne, O. (ed.)
 1970 *Marine Ecology: A Comprehensive Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters: Vol. 1, Environmental Factors*, Wiley, New York, N.Y.

Kleereker, H.
 1953 The mineralization of plankton, *J. Fisheries Res. Board Can.*, 10:283-291.

Klein, D. R.
 1968 The introduction, increase, and crash of reindeer on St. Matthews Island, *J. Wildlife Manage.*, 32:350-367.

1970a Food selection by North American deer and their response to over-utilization of preferred plant species, in A. Watson (ed.), *Animal Populations in Relation to Their Food Resources*, Blackwell, Oxford, pp. 25-46.

1970b The impact of oil development in Alaska, in *Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands*, IUCN Publ. n.s., 16:209-243.

1970c Tundra ranges north of the boreal forest, *J. Range Manage.*, 23:8-14.

1971 Reaction of reindeer to obstructions and disturbances, *Science*, 173:393-398.

Knox, E. G.
 1952 Jefferson County (N.Y.) soils and soil map, *N.Y. State College of Agriculture*, Cornell University, Ithaca, N.Y.

Koford, C. B.
 1958 Prairie dogs, white faces, and blue grama, *Wildlife Monograph*, No. 3, pp. 1-78.

Kok, B.
 1965 Photosynthesis: the pathway of energy, in J. Bonner and J. E. Varner (eds.), *Plant Biochemistry*, Academic, New York, N.Y., pp. 904-960.

Komarek, E. V., Sr.
 1964 The natural history of lightning, *Proc. 3d Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, pp. 139-183.

1966 The meteorological basis for fire ecology, *Proc. 5th Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, pp. 85-125.

Kopec, R. J.
 1970 Further observations of the urban heat island of a small city, *Bull. Amer. Meteorological Soc.*, 51:602-606.

Kowal, N. E.
 1966 Shifting agriculture, fire, and pine forest in the Cordillera Central, Luzon, Philippines, *Ecol. Monogr.*, 36:389-419.

Krebs, C. J., et al.
 1973 Population cycles in small rodents, *Science*, 179:35-41.

Krebs, C. J., B. L. Keller, and J. H. Myers
 1971 *Microtus* population densities and soil nutrients in southern Indiana grasslands, *Ecology*, 52:660-663.

Krog, J.
 1955 Notes on temperature measurements indicative of special organization in arctic and subarctic plants for utilization of radiated heat from the sun, *Physiol. Plantarum*, 8:836-839.

Kucera, C. L., R. C. Dahlman, and M. R. Koelling
 1967 Total net productivity and turnover on an energy basis for tallgrass prairie, *Ecology*, 48:536-541.

Kuenzler, E. J.
 1958 Niche relations of three species of *Lycosid* spiders, *Ecology*, 39:494-500.

1961 Phosphorus budget of a mussel population, *Limnol. Oceanogr.*, 6:400-415.

Kuhnel, W.
 1950 *Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt*, Herold, Vienna, pp. 368ff.

1970 *Biogeographische Methoden zur Sozialen Artenbildung in biocoenosen*, in J. Phillipson (ed.), *Methods of Study in Soil Biology*, UNESCO, Paris, pp. 45-56.

Kuyt, E.
 1972 Food habits of wolves on barren-ground caribou range, *Can. Wildl. Serv. Rep. Ser.* No. 22, 1-36.

Lachenbruch, A. H.
 1970 Some estimates of the thermal effects of a heated pipeline in permafrost, *Geol. Surv. Circ.*, 632.

Lack, D. L.
 1945 The Galapagos finches, a study in variation, *California Acad. Sci. Occas. Paper No. 21*, San Francisco.

1954 *The Natural Regulation of Animal Numbers*, Clarendon Press, Oxford.

1971 *Ecological Selection in Birds*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Landsberg, H. E.
 1970 Man-made climatic changes, *Science*, 170: 1265-1274.

Langford, A. N., and M. F. Buell
 1969 Integration, identity, and stability in the plant association, *Adv. in Ecol. Res.*, 6:83-135.

Larson, F.
 1940 The role of bison in maintaining the short grass plains, *Ecology*, 21:113-121.

Lauff, G. H. (ed.)
 1967 *Estuaries*, Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. No. 83, AAAS, Washington, D.C.

Lave, L. B., and E. P. Seskin
 1970 Air pollution and human health, *Science*, 169:723-733.

Lawrence, D. F.
 1958 Glaciers and vegetation in southeastern Alaska, *Amer. Scientist*, 46:89-122.

Leahy, M. G., Jr., and G. B. Craig, Jr.
 1967 Banksia hybridization between *Acacia neggerti* and *Acacia cyclops* (Leguminosae), *Evolution*, 21:41-58.

Lee, R.
 1973 The "greenhouse" effect, *J. Appl. Meteorology*, 12:556-557.

1974 Reply, *J. Appl. Meteorology*, 13:605-606.

Leith, H.
 1960 Patterns of change within grassland communities. In J. L. Harper (ed.) *The Biology of Weeds*, Blackwell, Oxford, pp. 27-39.

Leith, H.
 1963 The role of vegetation in the carbon dioxide content of the atmosphere, *J. Geophys. Res.*, 68:3887-3893.

Leopold, A.
 1933 *Game Management*, Scribner, New York, N.Y.

1949 *A Sand County Almanac*, Oxford University Press, New York, N.Y.

Levin, R.
 1963 *Evolution in Changing Environments*, Princeton University Press, Princeton, N.J.

Lewis, J. K.
 1969 Range management viewed in the ecosystem framework, in G. Van Dyne (ed.), *The Ecosystem Concept in Natural Resources Management*, Academic, New York, N.Y., pp. 97-187.

Lewontin, R. C.
 1965 Selection in and of populations, in J. A. Moore (ed.), *Ideas in Modern Biology*, XVI Intern. Congr. Zoology.

Licht, L. E.

1967 Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects, *Ecology*, 48:736-745.

Lignon, J. D.
1958 Seasonal differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopos* woodpeckers, *Auk*, 85:203-215.

Lilienblum, et al.
1967 The calcium, magnesium, potassium, and sodium budgets for a small forested ecosystem, *Ecology*, 48: 772-779.

Likens, G. E., F. H. Bormann, and N. M. Johnson
1969 Nitrification: importance to nutrient losses from a cut-over forest ecosystem, *Science*, 163:1205-1206.

1972 Acid rain, *Environment*, 14(2):33-40.

Lindquist, B.
1942 Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Landmollusken für die Zersetzung der Waldstreu, *Kgl. Fysiograf. Selskab Lund Forh.*, 11:144-156.

Little, E. L., Jr.
1971 *Atlas of United States Trees: Vol. 1, Conifers and Important Hardwoods*, USDA Misc. Publ., No. 1146.

Lloyd, M.
1968 Self-regulation of adult numbers by cannibalism in two laboratory strains of flour beetles (*Tribolium castaneum*), *Ecology* 49:245-259.

Lloyd, M., and H. W. Lull
1966 The periodical cicada problem: 1. Population ecology, *Evolution*, 20:133-149.

Lloyd, M., and R. J. Ghelardini
1964 A table for calculating the "equitability" component of species diversity, *J. Anim. Ecol.*, 33:217-225.

Lotka, A. J.
1925 *Elements of physical biology*, Williams and Wilkins, Baltimore, Md. (Reprinted as *Elements of Mathematical Biology*, Dover, New York, N.Y., 1956.)

Loudermilk, W. C.
1958 Conservation land through 7000 years, USDA Conserv. Serv. Agri. Information Bull. 99.

Lowe, V. P. W.
1969 Population dynamics of deer (*cervus elaphus* L.) on Rhum, *J. Anim. Ecol.*, 38:425-457.

Lowe-McConnell, R. H.
1969 Competition in tropical freshwater fishes, *Biol. J. Linn. Soc.*, 1:52-75.

Lull, H. W.
1967 Factors influencing water production from forested watersheds, *Municipal Watershed Manage. Symp. Proc.* 1955, Univ. Mass. Coop. Ext. Serv. Publ., 446:2-7.

Lull, H. W., and W. E. Sepper
1969 Hydrologic effects of urbanization of forested watersheds in the northeast, *USDA For. Serv. Res. Paper*, NE-146.

Lutz, H. J.
1956 Ecological effects of forest fires in the interior of Alaska, *USDA Tech. Bull. No. 1133*.

Lutz, H. J., and R. F. Chandler
1946 *Forest Soils*, Wiley, New York, N.Y.

MacArthur, R. H.
1958 Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests, *Ecology*, 39:599-619.

1960 On the relative abundance of species, *Amer. Naturalist*, 94:25-36.

1961 Population effects of natural selection, *Amer. Naturalist*, 95:195-199.

1972 *Geographical Ecology*, Harper & Row, New York, N.Y.

MacArthur, R. H., and J. W. MacArthur
1961 On bird species diversity, *Ecology*, 42:594-598.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson
1963 An empirical theory of island biogeography, *Ecolution*, 17:373-387.

1967 *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, N.J.

MacLulich, D. A.
1937 Fluctuations in the numbers of varying hare (*Lepus americanus*), *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.*, 43:1-136.

McBee, R. H.
1971 Significance of intestinal microflora in herbivory, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2:165-176.

McCalla, T. M.
1943 Microbiological studies of the effects of straw used as a mulch, *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 43:52-56.

McCormick, F.
1969 Effects of ionizing radiation on a pine forest, in D. Nelson and F. Evans (eds.), *Symposium on Radio-ecology*, USAEC Rept., CONF-670503, pp. 78-87.

McGinnies, W. G.
1972 North America, in C. M. McKella et al. (eds.), *Wildland Shrubs: Their Biology and Utilization*, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rept. INT-1, pp. 55-66.

McIlroy, R. J.
1972 *An Introduction to Tropical Grassland Husbandry*, 2d ed., Oxford University Press, London.

McIntosh, R. P.
1958 Fauna communities, *Science*, 128:115-120.

1967 An index of diversity and the relation of concepts to diversity, *Ecology*, 48:392-403.

MacKay, J. R.
1966 Tundra and taiga, in F. Darling and J. P. Milton (eds.), *Polar Environments of North America*, Natural History Press, New York, N.Y., pp. 156-171.

McKella, C. M., et al. (eds.)
1972 *Wildland Shrubs: Their Biology and Utilization*, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rept. INT-1.

MacLulich, D. A.
1947 Fluctuations in the numbers of varying hare (*Lepus americanus*), *Univ. Toronto Biol. Ser.* No. 43.

McMillan, C.
1959 The role of ecotypic variation in the distribution of the Central Grassland of North America, *Ecol. Monogr.*, 29:285-308.

McNab, B. K.
1963 Bioenergetics and the determination of home range size, *Amer. Naturalist*, 97:133-140.

1971 On the ecological significance of Bergmann's rule, *Ecology*, 52:845-854.

McPherson, J. K., and C. H. Muller
1969 Allelopathic effects of *Adenostoma fasciculatum* "chamise" in the California chaparral, *Ecol. Monogr.*, 39:177-179.

Madgwick, H. A. I., and J. D. Ovington
1959 The chemical composition of precipitation in adjacent forest and open plots, *Forestry*, 32:14-22.

Maio, J. J.
1958 Predatory fungi, *Sci. Amer.*, 199:67-72.

Maisurow, D. K.
1941 The role of fire in the perpetuation of virgin forests of northern Wisconsin, *J. Forestry*, 39:201-207.

Malthus, T. R.
1798 *An Essay on Principles of Population*, Johnson, London (numerous reprints).

Marchand, D. E.
1973 Edaphic control of plant distribution in the White Mountains, Eastern California, *Ecology*, 54:233-250.

Mare, M. F.
1942 A study of the marine benthic community with special reference to microorganisms, *J. Marine Biol. Assoc.*, 25:517-554.

Margalef, R.
1963 On certain unifying principles in ecology, *Amer. Naturalist*, 97:357-374.

1968 *Perspectives in Ecological Theory*, University of Chicago Press, Chicago, Ill.

1969 Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence, *Brookhaven Symp. Biol.*, 22:25-37.

Marks, P. L., and F. H. Bormann

1972 Revegetation following forest cutting: mechanisms for return to steady-state nutrient cycling, *Science*, 176:914-915.

Marquis, D. A.

1972 Effect of forest clearcutting on ecological balances, in R. D. Nyland (ed.), *A Perspective on Clearcutting in a Changing World*, *Appl. Forestry Res. Inst. Misc. Rept. No. 4*, Syracuse, New York, pp. 47-66.

Marsden, H. M., and N. R. Holler

1964 Social behavior in confined populations of the cotton-tail and swamp rabbit, *Wildlife Monogr.* No. 13.

Marsh, J. A.

1970 Primary productivity of reef-building calcareous red algae, *Ecology*, 51:255-263.

Martin, M. M.

1970 The biochemical basis of the fungus-attine ant symbiosis, *Science*, 169:16-20.

Martin, N. D.

1960 An analysis of bird populations in relation to forest succession in Algonquin Provincial Park, Ontario, *Ecology*, 41:126-140.

Martin, P. S.

1973 The discovery of America, *Science* 179:969-974.

Marx, D. H.

1971 Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections, in E. Heskaylo (ed.), *Mycorrhizae*, USDA Misc. Publ. 1189, pp. 81-96.

May, R. M.

1973 *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, Princeton, N.J.

Mayer, M. H.

1969 *The Spatial Expression of Urban Growth*, Commission in College Geography Resource Paper No. 7, Association of American Geographers, Washington, D.C.

Mayer, W. V.

1960 Histological changes during the hibernation cycle in the arctic ground squirrel, in Lyman and Dawe (eds.), *Mammalian Hibernation*, pp. 131-148.

Mayfield, H. F.

1960 *The Kitland's Warbler*, Cranbrook Inst. Sci. Bull. No. 40.

Mayr, E.

1942 *Systematics and the Origin of Species*, Columbia University Press, New York, N.Y.

1963 *Animal Species and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

1969 *Principles of Systematic Zoology*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

1970 *Population, Species, and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Mellinger, M. V., and S. J. McNaughton

1975 Structure and function of successional vascular plant communities in Central New York. *Ecol. Monogr.*, 45:161-182.

Mendel, G.

1966 *Mendel's Principles of Heredity*, translated by J. A. Peters, 1959, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Menzie, C. M.

1969 Metabolism of pesticides, USDI Fish and Wildlife Serv. Sp. Sci. Rept. Wildlife No. 127.

Merriam, C. H.

1898 Life zones and crop zones of the United States, *Bull. U.S. Bureau Biol. Survey*, 10:1-79.

Meslow, E. C., and L. B. Keith

1968 Demographic parameters of a snowshoe hare population, *J. Wildlife Manage.*, 32:812-835.

Michener, C. D.

1970 Diverse approaches to systematics, *Evolu. Biol.*, 4:138.

Miller, R. S., G. S. Hochbaum, and D. B. Botkin

1972 A simulation model for the management of sandhill cranes, *Yale Univ. School of Forestry and Environmental Studies Bull.* No. 80.

Miller, W. R., and F. E. Egler

1955 Vegetation of the Wequetequock-Pawcatuck tidal marshes, Connecticut, *Ecol. Monogr.*, 25:141-172.

Mishustin, E. N., and V. K. Shilnikova

1969 The biological fixation of atmospheric nitrogen by free-living bacteria, in *Soil Biology*, UNESCO, Paris, pp. 65-124.

Moir, W. H.

1969 Energy fixation and the role of primary producers in the energy flux of grassland ecosystems, in R. L. Dix and R. G. Beidleman (eds.), *The Grassland Ecosystem*, Range Sci. Dept. Colorado State Univ. Sci. Ser. No. 2.

1969 Steppe communities in the foothills of the Colorado Front Range and their relative productivities, *Amer. Midland Naturalist*, 81:331-340.

Molchanov, A. A.

1960 *The Hydrological Cycle of Forest*, Israel Program for Scientific Publication, Jerusalem.

Monk, C. A.

1967 Tree species diversity in the eastern deciduous forest with particular reference to northcentral Florida, *Amer. Naturalist*, 101:173-187.

Monsi, M.

1968 Mathematical models of plant communities, in F. E. Eckardt (ed.), *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*, UNESCO, Paris, pp. 131-149.

Moore, L. J.

1963 Birds and spruce budworm, in R. Morris, *The dynamics of epidemic spruce budworm populations*, pp. 244-248.

Mooney, H. A., and W. O. Billings

1960 The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth, *Amer. J. Bot.*, 47:594-598.

Mooney, H. A., and E. L. Dunn

1970a Convergent evolution of Mediterranean climate evergreen sclerophyll shrubs, *Evolution*, 24:292-303.

1970b Photosynthetic systems of Mediterranean climate shrubs and trees of California and Chile, *Amer. Midland Naturalist*, 104:447-453.

Moore, C. W. E.

1959 The competitive effect of *Danthonia* spp. on the establishment of *Bothriochloa ambigua*, *Ecology*, 40: 141-143.

1958 *Marine Ecology*, Wiley, New York, N.Y.

Moore, J. A.

1949a Geographic variation of adaptive characters in *Rana pipiens* Schreber, *Evolution*, 3:1-24.

1949b Patterns of evolution in the genus *Rana*, in Jepsen, Mayr, and Simpson, (eds.) *Genetics Paleontology and Evolution*, pp. 315-338.

Moore, N. W., M. D. Hooper, and B. N. K. Davis

1967 Hedges: I. Introduction and reconnaissance studies, *J. Appl. Ecol.*, 4:201-220.

Morris, R. D. (ed.)

1963 The dynamics of epidemic spruce budworm populations, *Mem. Entomol. Soc. Can.* No. 31.

Morris, R. F.

1963 Predictive population equations based on key factors, *Entomol. Soc. Can. Mem.* 32, pp. 16-21.

Morris, B. W., W. F. Cheshire, C. A. Miller, and D. G. Mott
 1953 The numerical response of avian and mammalian predators during a gradation of the spruce budworm, *Ecology*, 39:487-494.
 Morris, J. L., N. S. Fisher, T. Tong, and C. E. Whistler
 1972 Polychlorinated biphenyls toxicity to certain phytoplankton, *Science*, 175:191-192.
 Morris, J. L.
 1973 Climatic mimicry: character convergence versus character displacement, *Evolution*, 22:315-331.
 Morris, J. L.
 1974 The effect of sprays on fauna of apple trees, *J. Appl. Ecol.*, 11:41-42-57.
 Morris, S. H., R. R. Hanaway, and J. K. McElroy
 1968 Allotrophic control of herb growth in the life cycle of California chaparral, *Bull. Torrey Bot. Club*, 95:225-231.
 Müller, K.
 1966 Die Tagesperiodik von Fleisswasserorganismen, *Z. Morphol. Ohol. Tiere*, 55:93-142.
 1974 Stream shift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:269-273.
 Müller, P. E.
 1929 Recherches sur les formes naturelles de l'humus, *Ann. Sci. Agron.*, Paris, 6:85-423.
 Müller, W. H., P. Lorber, and B. Haley
 1968 Volatile growth inhibitors produced by *Salvia leucophylla*: effect on seedling growth and respiration, *Bull. Torrey Bot. Club*, 95:415-422.
 Murdoch, W. W.
 1969 Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations, *Ecol. Monogr.*, 39:335-354.
 Murphy, D. A., and J. A. Curts
 1966 Effects of dietary protein on deer, *Trans. N. Amer. Wildlife and Nat. Resource Conf.*, 31:129-139.
 Murphy, P. W.
 1952 Soil faunal investigations, in Report on forest research for the year ending March, 1951, *Forestry Comm.*, London, pp. 130-134.
 1953 The biology of the forest soils with special reference to the mesofauna or meiofauna, *J. Soil Sci.* 4:155-193.
 Muul, I.
 1965 Daylength and food caches, *Nat. Hist.*, 74(3):22-27.
 1969 Photoperiod and reproduction flying squirrels, *Glaucomys volans*, *J. Mammal.*, 50:542-549.
 Myers, G. T., and T. A. Vaughn
 1964 Food habits of the plains pocket gopher in eastern Colorado, *J. Mammal.*, 45:588-598.
 Myers, J. H., and C. J. Krebs
 1971 Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*, *Ecol. Monogr.*, 41:53-78.
 Myers, K., et al.
 1971 The effects of varying density and space on sociality and health in animals, in A. H. Esser, *Behavior and Environment: The Use of Space by Animals and Men*, Plenum, New York, N.Y., pp. 148-187.
 Nece, R. L.
 1969 Human uses of ground water, in R. J. Chorley (ed.), *Water, Earth, and Man*, Methuen, London, pp. 285-294.
 National Academy of Sciences
 1970 Land Use and Wildlife Resources, National Academy of Sciences, Washington, D.C.
 Nasior, E.
 1953 Total and diurnal rhythms of locomotor activity in *Carcinus maenas* L., *J. Exptl. Biol.*, 35:602-610.
 1965 Effects of heated effluents upon marine and estuarine organisms, in F. M. Russel (ed.), *Advances in Marine Biol.*, Vol. 3, Academic, New York, N.Y., pp. 68-103.
 Neave, F.
 1944 Racial characteristics and migratory habits in *Salmo gairdneri*, *J. Fisheries Res. Board Can.*, 6:245-251.
 Neel, J. K.
 1951 Interrelations of certain physical and chemical features in headwater limestone streams, *Ecology*, 32:368-391.
 Nellis, C. H., S. P. Wetmore, and L. B. Keith
 1972 Lynx-prey interactions in central Alberta, *J. Wildlife Manage.*, 36:320-328.
 Nelson, D. J.
 1962 Clams as indicators of strontium-90, *Science*, 138:38-39.
 Nelson, D. J., et al.
 1971 Hazards of mercury, *Environ. Res.*, 4:3-69.
 Nelson, D. J., and F. C. Evans (eds.)
 19 Symposium on Radioecology, Nat. Tech. Inf. Serv.
 U.S. Dept. Commerce, Springfield, Va.
 Nelson, D. J., and D. C. Scott
 1962 Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a Piedmont stream, *Limnol. Oceanogr.*, 3:396-413.
 Nelson, P. R., and W. T. Edmondson
 1953 Limnological effects of fertilizing Bare Lake, Alaska, *U.S. Fish Wildlife Serv. Fishery Bull.*, 56:415-436.
 Nestler, R. B.
 1949 Nutrition of bobwhite quail, *J. Wildlife Manage.*, 13:342-358.
 Neuwirth, R.
 1957 Some recent investigations into the chemistry of air and of precipitation and their significance for forestry, *Allg. Forst- u. Jagdztg.*, 128:147-150.
 Newman, M. A.
 1956 Social behavior and interspecific competition in two trout species, *Physiol. Zool.*, 29:64-81.
 Newton, I.
 1973 Finches, Taplinger, New York, N.Y.
 Nice, M. M.
 1941 The role of territory in bird life, *Amer. Midland Naturalist*, 26:441-487.
 Nicholson, A. J.
 1954 An outline of the dynamics of animal populations, *Aust. J. Zool.*, 2:9-65.
 1958 The self-adjustment of populations to change, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22:153-173.
 Nicholson, A. J., and V. A. Bailey
 1935 The balance of animal populations: Part 1, *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 551-598.
 Nielsen, A.
 1950 The torrential invertebrate fauna, *Oikos*, 2:176-196.
 Nielsen, C. O.
 1951 Respiratory metabolism of some populations of enchytraeid worms and free-living nematodes, *Oikos*, 12:17-35.
 1962 Carbohydrates in soil and litter invertebrates, *Oikos*, 13:200-215.
 Niering, W. A., and F. E. Egler
 1955 A shrub community of *Viburnum lentago* stable for twenty-five years, *Ecology*, 36:356-360.
 Niering, W., and R. Goodwin
 1974 Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting "succession" on rights-of-way and pastureland, *Ecology* 55:784-795.
 Niering, W. A., R. H. Whittaker, and C. H. Lowe, Jr.
 1963 The saguaro: a population in relation to environment, *Science*, 142:15-23.
 Nixon, S. W., and C. A. Oviatt
 1973 Ecology of a New England salt marsh, *Ecol. Monogr.*

1973 Ecology of a New England salt marsh, *Ecol. Monogr.*, 43:463-498.

Noy-Meir, I.
1973 Desert ecosystems: environment and producers, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4:25-51.

1974 Desert ecosystems: higher trophic levels, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:195-214.

Nydal, R.
1968 Further investigation on the transfer of radiocarbon in nature, *J. Geophys. Res.*, 2:1617-1635.

Oden, S., and T. Ahl
1970 Forskningarna av shandinaviska vatten (The acidification of Scandinavian lakes and rivers), *Ymer Årsbok*, pp. 103-122.

Odum, E. P.
1969 The strategy of ecosystem development, *Science*, 164:262-270.

1971 *Fundamentals of Ecology*, Saunders, Philadelphia, Pa.

Odum, H. T.
1956 Primary production in flowing water, *Limnol. Oceanogr.*, 1(2):102-117.

1957a Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida, *Ecol. Monogr.*, 27:55-112.

1957b Primary production measurements in eleven Florida springs and a marine turtle-grass community, *Limnol. Oceanogr.*, 2:85-97.

Odum, H. T., and R. F. Pigeon (eds.)
A Tropical Rain Forest: A study of irradiation and ecology at El Verde, Puerto Rico, Div. Tech. Info. U.S. Atomic Energy Commission, Washington, D.C.

Odum, H. T., and R. C. Pinkerton
1955 Time's speed regulator, the optimum efficiency for maximum output in the physical and biological systems, *Amer. Scientist*, 43:331-343.

Oke, T. R., and C. East
1971 The urban boundary layer in Montreal, *Boundary-Layer Meteorology*, 1:411.

Olson, J. S.
1963 Energy storage and balance of decomposers in ecological systems, *Ecology*, 44:322-332.

1970 Carbon cycles and temperate woodlands, in D. Reichel (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, Springer-Verlag, New York, N.Y., pp. 226-241.

Oosting, H. J., and L. E. Anderson
1937 The vegetation of a bare-faced cliff in western North Carolina, *Ecology*, 18:280-292.

1939 Plant succession on granite rock in eastern North Carolina, *Botan. Gaz.*, 100:750-768.

Ophel, I. L.
1959 Investigation of the effects of radioactive material on aquatic life in Canada, *Trans. 2nd Seminar Biol. Problems; Water Pollution*, Robert A. Taft Sanitary Engineering Center Tech. Report W-60, pp. 3-21.

1963 The fate of radiostrontium in a freshwater community, in V. Schultz and A. W. Klement (eds.), *Radioecology*, Reinhold, New York, N.Y., pp. 213-216.

Osborn, B., and P. F. Allen
1949 Vegetation of an abandoned prairie-dog town in tall grass prairie, *Ecology*, 30:322-332.

Overgaard, C.
1949 Studies on the soil microfauna: II, The soil inhabiting nematodes, *Nat. Jutland*, 2:131ff.

Ovington, J. D.
1957 Dry matter production by *Pinus sylvestris* L., *Ann. Bot. London*, n.s. 21:287-314.

1959 Mineral content of plantations of *Pinus sylvestris* L., *Ann. Bot. London*, n.s. 23:75-88.

1961 Some aspects of energy flow in plantation of *Pinus sylvestris* L., *Ann. Bot. London*, n.s. 25:12-20.

Packer, P. E.
1974 Migration potentials and limitations of surface-migrating birds in the northern Great Plains, *USDA Forest Serv. Gen. Tech. Rept. INT-14*.

Paine, R. T.
1966 Food web complexity and species diversity, *Amer. Naturalist*, 100:65-75.

1969 The Pisaster-Tegula interaction: Prey patches, predator food preference and intertidal community structure, *Ecology*, 59(6).

Palomino, J. E., and L. M. Dickie
1970 Production and food supply, in J. H. Steele (ed.), *Marine Food Chains*, University of California Press, Berkeley, Calif.

Papi, F.
1955 Astronomische Orientierung bei der Wolfsspinne *Arctosa perita*, *Z. Vergleich. Physiol.*, 37:230-233.

Papi, F., L. Serretti, and S. Parrini
1957 Nuove ricerche sull'orientamento e il senso del tempo di *Actosa perita*, *Z. Vergleich. Physiol.*, 39:531-561.

Parzeh, R. R., et al.
1967 Water renovation and conservation, *Penn. State Univ. Stud. No. 23*, University Park, Pa.

Park, T.
1948 Experimental studies of interspecies competition: I, Competition between populations of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst, *Ecol. Monographs*, 18:265-308.

1954 Experimental studies of interspecies competition: II, Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*, *Physiol. Zool.*, 27:177-238.

1955 Experiments in competition in beetles with some general implications, in J. B. Cragg and N. W. Pirie (eds.), *The Numbers of Men and Animals*, Oliver & Boyd, London.

Parker, G. R.
1973 Distribution and densities of wolves within barren ground caribou range in northern mainland Canada, *J. Mammal.*, 54:341-348.

Parker, J.
1969 Further studies of drought resistance in woody plants, *Bot. Rev.*, 35:317-371.

Pate, V. S. L.
1983 Studies on fish food in selected areas: a biological survey of Raquette Watershed, N.Y., *State Conserv. Dep. Fish. Survey No. 8*, 136-157.

Paulik, G. J.
1971 Andeavies, birds and fishermen in the Peru Current, in W. H. Murdoch (ed.), *Environment, Pollution and Society*, Shauer, Sunderland, Mass., pp. 156-185.

Peacock, D. B.
1970 Nest sites and the reproduction of birds, *Sci. Amer.*, 222:72-78.

Peacock, D. B., and J. L. Lincer
1970 Polychlorinated biphenyls: another long-life widespread chemical in the environment, *Bioscience*, 20:963-964.

Pearce, C. K.
1970 Range deterioration in the Middle East, *XI Int. Grassland Congr. Proc.*, Queensland, pp. 26-30.

Pearce, R. B.
1967 Photosynthesis in plant communities as influenced by leaf angle, *Crop Sci.*, 7:321-326.

Pearl, R., and L. J. Reed
1933 On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 6:275-288.

Pearson, D. L.
1971 Vertical stratification of birds in a tropical dry forest, *Condor*, 73:46-55.

Pearson, O. A.
1946 Scent glands of the short-tailed shrew, *Anat. Record*, 94:615-629.

Pearson, O. P.
1966 The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance, *J. Anim. Ecol.*, 35:217-233.

Pearson, W. D., and R. H. Kramer
1972 Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream *Ecol. Monogr.*, 24:365-385.

Pennak, R. W., and E. D. Van Gerpen
1947 Bottom fauna production and physical nature of a substrate in a northern Colorado trout stream, *Ecology*, 28:42-48.

Petrov, V. S.
1946 Aktevnaia reaktsia pochvy pH kah faktor rasprstranenia dozhevyykh chovei (Lumbricidae, Oligochaetae), *Zool. Zh.*, 25:107-110.

Petruszewicz, K., and W. L. Grodzinski
1975 The role of herbivore consumers in various ecosystems. In National Academy of Sciences, *Productivity of World Ecosystems*, Washington, D.C., pp. 64-70.

Phillips, J.
1965 Fire—as master and servant: its influence in the bioclimatic regions of trans-Saharan Africa, *Proc. 4th Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, pp. 7-109.

Phillips, W. S.
1963 Depth of roots in soil, *Ecology*, 44:242.

Pianka, E.
1966 Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts, *Amer. Naturalist*, 100:33-46.

1967 On lizard species diversity: North American flatlands desert, *Ecology*, 48:333-351.

1970 On r and k selection, *Amer. Natur.*, 104:592-597.

1973 The structure of lizard communities, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4:53-74.

1974 *Evolutionary Ecology*, Harper & Row, New York, N.Y.

Pielou, E. C.
1966 Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession, *J. Theor. Biol.*, 10:370-383.

1972 Niche width and niche overlap: a method for measuring them, *Ecology* 53:687-692.

Pimentel, D.
1971a *Ecological Effects of Pesticides on Non-target Species*, Executive Office of the President, Office of Science and Technology, Washington, D.C.

1971b Evolutionary and environmental impact of pesticides, *Bioscience*, 21:109.

Pimentel, D., J. E. Dewey, and H. H. Schwart
1951 An increase in the duration of the life cycle of DDT-resistant strains of the house fly, *J. Econ. Entomol.*, 44:477-481.

Pimlott, D. H.
1967 Wolf predation and ungulate populations, *Amer. Zoologist*, 7:267-278.

Pitelka, F. A.
1957a Some aspects of population structure in the short term cycle of the brown lemming in northern Alaska, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22:237-251.

1957b Some characteristics of microtine cycles in the Arctic, *18th Biology Coll. Proc.*, Oregon State College, Corvallis, Ore., pp. 73-88.

Pittendrigh, C. S.
1954 On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 40:1018-1029.

Plett, J.
1969 What we must do, *Science*, 166:1115-1121.

Polunin, N.
1955 Aspects of arctic botany, *Amer. Scientist*, 43:307-322.

1960 *Introduction to Plant Geography*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

Pomeroy, L. R.
1959 Algae productivity in salt marshes of Georgia, *Limnol. Oceanogr.*, 4:386-397.

Pomeroy, L. R., and E. J. Kuenzler
1969 Phosphorus turnover by coral reef animals, in D. Nelson and F. Evans (ed.), *Symposium on Radioecology*, pp. 478-482.

Pomeroy, L. R., H. M. Mathews, and H. Shik Min
1963 Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 4:50-55.

Poore, M. E. D.
1962 The method of successive approximation in descriptive ecology, *Adv. in Ecol. Res.*, 2:35-68.

Power, J. F.
1970 Leaching of nitrate-nitrogen under dryland agriculture in the northern Great Plains, in *Relationship of Agriculture to Soil and Water Pollution*, Cornell University Press, Ithaca, N.Y., pp. 111-122.

Preister, L. E.
1965 The accumulation in metabolism of DDT, parathion, and endrin by aquatic food chain organisms, Ph.D. dissertation, Clemson University, Clemson, S.C.

Prescott, G. W.
1960 Biological disturbances resulting from algal populations in standing water, in *The Ecology of Algae*, Pymatuning Lab. Field Biol. Spec. Publ. No. 2.

Preston, F. W.
1948 The commonness and rarity of species, *Ecology*, 29:254-283.

1962 The canonical distribution of commonness and rarity: Part I, Part II, *Ecology*, 43:185-215, 410-432.

Pritchard, D. W.
1952 Salinity distribution and circulation in the Chesapeake Bay estuarine system, *J. Marine Res.*, 11:106-123.

Pruitt, W. O., Jr.
1970a Some aspects of interrelationships of permafrost and tundra biotic communities, in *Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands*, IUCN Publ. n.s. 10:33-41.

1970b Tundra animals: What is their future? *Roy. Soc. Can. Trans. Ser. 4*, 8:373-385.

Pschorr-Walcher, H.
1952 Vergleich der Bodenfauna in Mischwäldern und Fichtemonokulturen der Nordostalpen, *Mitt. forstl. Versanst. Mariabrunn*, 48:44-111.

Putwain, P. D., and J. L. Harper
1970 Studies in the dynamics of plant populations: the influence of associated species on populations of *Rumex acetosella* L. in grassland, *J. Ecol.*, 58:251-264.

Putwain, P. D., D. Machin, and J. L. Harper
1968 Studies in the dynamics of plant populations: II. Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L., *J. Ecol.*, 56:421-431.

Rabb, G. B., J. H. Woolpy, and B. E. Ginsburg
1967 Social relationships in a group of captive wolves, *Amer. Zoologist*, 7:305-311.

Randall, John E.
1965 Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies, *Ecology*, 46:255-260.

Rapoport, E. H.
1969 Gloger's rule and pigmentation of *Collembola*, *Evolution*, 23:622-626.

Raunkjaer, C.
1934 *The Life Form of Plants and Statistical Plant Geography*, Clarendon, Oxford.

Rausch, R. A.
1967 Some aspects of the population ecology of wolves, *Amer. Zoologist*, 7:253-256.

Zaynal, D. J., and F. A. Bazzaz
 1973 Establishment of early successional plant populations on forest and prairie soil, *Ecology*, 54:1335-1341.

edd, B. L., and A. Benson
 1962 Utilization of bottom fauna by brook trout in a northern West Virginia stream, *Proc. West Va. Acad. Sci.*, 34:21-26.

Regier, H. A., and E. B. Cowell
 1972 Application of ecosystem theory, succession, diversity, stability, stress, and conservation, *Biol. Cons.*, 4:83-93.

Reichle, D. E.
 1975 Advances in ecosystem analysis, *Bioscience*, 25:257-264.

Reichle, D. E., et al.
 1973 Carbon flow and storage in a forest ecosystem, in G. L. Woodwell and E. V. Pecan (eds.), *Carbon and the Biosphere*, Brookhaven Symposia in Biology No. 24, Tech. Inf. Service, U.S. Bureau of Commerce, Springfield, Va. pp. 345-365.

Reichle, D. E., P. B. Dunaway, and D. J. Nelson
 1970 Turnover and concentration of radionuclides in food chains, *Nuclear Safety*, 11:43-56.

Reifsnyder, W. E., and H. W. Lull
 1965 Radiant energy in relation to forests, *USDA Tech. Bull. No. 1344*.

Reiners, W. A., I. A. Worley, and D. B. Laurence
 1971 Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska, *Ecology*, 52:55-69.

Reitemeier, R. F.
 1957 Soil potassium and fertility, *Yearbook of Agriculture*, USDA, Washington, D.C., pp. 101-106.

Renner, M.
 1960 The contribution of the honey bee to the study of the time sense and astronomical orientation, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:361-367.

Rice, E. L.
 1964 Inhibition of nitrogen fixing and nitrifying bacteria by seed plants, *Ecology*, 45:824-837.

1965 Inhibition of nitrogen-fixing and nitrifying bacteria by seed plants: II. Characterization and identification of inhibitors, *Physiol. Plant.*, 18:255-268.

1972 Allelopathic effects of *Andropogon virginicus* and its persistence in old fields, *Amer. J. Bot.*, 59:752-755.

Rice, E. L., and R. L. Parenti
 1967 Inhibition of nitrogen-fixing and nitrifying bacteria by seed plants. V. Inhibitors produced by *Bromus panicinus*, Thunb., *Southwest Nat.*, 12:97-103.

Richards, C. M.
 1958 The inhibition of growth in crowded *Rana pipiens* tadpoles, *Physiol. Zool.*, 31:138-151.

1962 The control of tadpole growth by algal-like cells, *Physiol. Zool.*, 35:285-296.

Richards, P. W.
 1952 *The Tropical Rain Forest*, Cambridge University Press, London.

Ricker, W. E.
 1940 On the origin of Kokanee, a freshwater type of sockeye salmon, *Trans. Roy. Soc. Can. Sect. V*, 34:121-135.

1967 *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation* (transl. from Russian by Scripta Technica), G. E. Fogg (ed.), Oliver & Boyd, London.

Rocder, K. D., and A. E. Treat
 1961 The detection and evasion of bats by moths, *Amer. Sci.*, 135-148.

Root, R. B.
 1967 The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, *Ecol. Monogr.*, 37:317-350.

Rosenzweig, M. L., and R. H. MacArthur
 1963 Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions, *Amer. Naturalist*, 97: 209-223.

Ross, H. H.
 1944 The caddisflies or Trichoptera of Illinois, *Bull. Illinois Nat. Hist. Surv.*, 23:1-326.

1962 *A Synthesis of Evolutionary Theory*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Rowan, W. R.
 1925 Relation of flight to bird migration and developmental changes, *Nature*, 115:494-495.

1929 Experiments in bird migration: I. Manipulation of the reproductive cycle, seasonal histological changes in the gohads, *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 39:151-208.

Koyce, W. F., et al.
 1963 Salmon gear limitation in northern Washington waters, *J. Univ. Wash. Publ. in Fish.*, no. 2(1):1-123.

Rudd, R. L.
 1964 *Pesticides and the Living Landscape*, University of Wisconsin Press, Madison, Wis.

Rudd, R. L., and R. E. Genelly
 1956 Pesticides: their use and toxicity in relation to wildlife, *Calf. Fish and Game Bull.* No. 7.

Ruech, D. H., E. C. Meslow, P. D. Doerr, and L. B. Keith
 1972 Response of great horned owl populations to changing prey densities, *J. Wildlife Manage.*, 36:282-296.

Rutner, F.
 1953 *Fundamentals of Limnology*, University of Toronto Press, Toronto.

Ryther, J. H., and W. M. Dunstan
 1971 Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment, *Science*, 171:1008-1013.

Salt, G., F. S. J. Hollick, F. Raw, and M. V. Brian
 1948 The arthropod population of pasture soil, *J. Anim. Ecol.*, 17:139-150.

Salt, G. W.
 1957 An analysis of avifaunas in the Teton Mountains and Jackson Hole, Wyoming, *Condor*, 59:373-393.

Sanders, H. L.
 1968 Marine benthic diversity: a comparative study, *Am. Naturalist*, 102:243-282.

Sandon, H.
 1927 *The Composition and Distribution of the Protozoan Fauna of the Soil*, Oliver & Boyd, London.

Sanukhan, J., and J. L. Harper
 1973 Studies on plant demography: *Ranuculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* L. 1. Population flux and survival. *J. Ecol.*, 61:676-716.

Sauer, E. G. F., and Elenore Sauer
 1955 Zur Frage der Nachtlichen Zugorientierung von Gras-mücken, *Rev. Suisse Zool.*, 62:250-259.

1960 Star navigation of nocturnal migrating birds, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:463-473.

Schaller, G. B.
 1972 *Serengeti: A Kingdom of Predators*, Knopf, New York, N.Y.

Scharitz, R. R., and McCormick, J. F.
 1973 Population dynamics of two competing annual plant species, *Ecology*, 54:723-740.

Scharloo, W.
 1971 Reproductive isolation by disruptive selection: Did it occur? *Amer. Naturalist*, 105:86.

Scheffer, U. C.
 1951 The rise and fall of a reindeer herd, *Sci. Monthly*, 73:356-362.

Schmidt-Nielsen, K.
 1959 Physiology of the camel, *Sci. Amer.*, 201:140-151.

1964 *Desert Animals: Physiological Problems of Heat and Water*, Oxford University Press, London.

Schoener, T. W.
 1968 Sizes of feeding territories among birds, *Ecology*, 49:123-141.

Schuster, C. N.

- 1966 The nature of a tidal marsh, *The Conservationist*, **21**(1):22-29, 36.

Scott, T. C.

- 1943 Some food coactions of the northern plains red fox, *Ecol. Monogr.*, **13**:427-479.
- 1955 An evaluation of the red fox, *Ecol. Monogr.*, **13**:427-479.

Seba, D., and E. Cochrane

- 1969 Surface slicks as a concentrator of pesticides, *Pesticide Monitoring J.*, **3**:190-193.

Selander, R. K., and R. F. Johnston

- 1967 Evolution in the House Sparrow. I. Intrapopulation Variation in North America, *Condor*, **69**:217-258.

Selleck, G. W.

- 1960 The climax concept, *Bot. Rev.*, **26**:534-545.

Serventy, D. L.

- 1971 Biology of desert birds, in D. S. Farner and J. R. King (eds.), *Avian Biology*, Academic, New York, N.Y., pp. 287-339.

Shaw, S. P., and C. G. Fredine

- 1956 Wetlands of the United States, *U.S. Fish and Wildlife Circ.* **39**.

Shefford, V. E.

- 1913 *Animal Communities in Temperate America*, University of Chicago Press, Chicago, Ill.
- 1932 Life zones, modern ecology, and the failure of the temperature summing, *Wilson Bull.*, **44**:144-157.

Shefford, V. E., and A. C. Twomey

- 1941 Tundra animal communities in the vicinity of Churchill, Manitoba, *Ecology*, **22**:47-69.

Sheppard, P. M.

- 1959 *Natural Selection and Heredity*, Hutchinson, London.

Shreve, F.

- 1951 Vegetation of the Sonoran Desert, *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **591**, Washington, D.C.

Sibley, C. G.

- 1957 The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds, *Condor*, **59**:166-191.
- 1960 The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters, *Ibis*, **102**:215-284.

Simms, E.

- 1965 The effects of cold weather of 1962/63 on the blackbird population of Dallis Hill, *Brit. Birds*, **58**:33-43.

Simpson, G. G.

- 1964 Species density of North American recent mammals, *Syst. Zool.*, **13**:57-73.

Singh, R. N.

- 1961 Role of Blue-Green Algae in the Nitrogen Economy of Indian Agriculture, Indian Council of Agricultural Research, New Delhi.

Slobodkin, L. B., and H. L. Sanders

- 1969 On the contribution of environmental predictability to species diversity, *Brookhaven Symp. Biol.*, **22**:82-95.

Sluss, R. R.

- 1967 Population dynamics of the walnut aphid *Chromaphes juglandicola* (Kalt.) in northern California, *Ecology*, **48**:41-58.

Smalley, A. E.

- 1960 Energy flow of a salt marsh grasshopper population, *Ecology*, **41**:672-677

Smith, C. C.

- 1970 The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers, *Ecol. Monogr.*, **40**:349-371.

Smith, J. G.

- 1899 Grazing problems in the Southwest and how to meet them, *USDA Div. Agrost. Bull.*, **16**:1-47.

Smith, R. L.

- 1959 Conifer plantations as wildlife habitat, N.Y. *Fish Game J.*, **5**:101-132.

1962 Acom consumption by white-footed mice (*Peromyscus leucopus*), *Bull. West Va. Univ. Agr. Expt. Sta.*

- 1974 *Ecology and Field Biology*, 2nd ed. Harper & Row, New York, N.Y.

1977 Ecological genesis of endangered species: the philosophy of preservation, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **7:33-55.**

1976 *The Ecology of Man: An Ecosystem Approach*, Harper & Row, New York, N.Y.

Smyth, M., and G. A. Bartholomew

- 1966 The water economy of the black-throated sparrow and the rock wren, *Condor*, **68**:447-458.

Sokal, R. R., and P. H. Sneath

- 1963 *The Principles of Numerical Taxonomy*, Freeman, San Francisco, Calif.

1966 Efficiency in taxonomy, *Taxonomy*, **15:1-21.**

Sokal, R. R., and R. C. Rinkel

- 1963 Geographic variation of alate *Pemphigus populi-transversus* in eastern North America, *Univ. Kansas Sci. Bull.*, **44**:467-507.

Solbrig, O.

- 1970 *Principles and Methods of Plant Biosystematics*, Macmillan, New York, N.Y.

Solbrig, O., and B. B. Simpson

- 1974 Components of regulation of a population of dandelions in Michigan, *J. Ecol.*, **62**:473-486.

Sollberger, A.

- 1965 *Biological Rhythm Research*, Elsevier, Amsterdam.

Sorensen, T.

- 1954 Adaptation of small plants to deficient nutrition and a short growing season, *Bot. Tidsskr.*, **51**:339-361.

Soriano, A.

- 1972 South America, in *Wildland Shrubs, Their Biology and Utilization*, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rept. INT-1, pp. 51-54.

Soule, M., and B. R. Stewart

- 1970 The niche variation hypothesis: a test and alternatives, *Amer. Natur.*, **104**:85-97.

Southern, H. N., and V. P. W. Lowe

- 1968 The pattern of distribution of prey and predation in tawny owl territories, *J. Anim. Ecol.*, **37**:75-97.

Sowls, L. K.

- 1960 Results of a banding study of Gambel's quail in southern Arizona, *J. Wildlife Manage.*, **24**:75-190.

Spaeth, J. N., and C. H. Diebold

- 1938 Some interrelations between soil characteristics, water tables, soil temperature, and snow cover in the forest and adjacent open areas in south-central New York, *Cornell Univ. Agr. Expt. Sta. Mem.*, **213**.

Sparrow, A. H., and G. M. Woodwell

- 1963 Prediction of the sensitivity of plants to chronic gamma radiation, in Schultz and Klement (eds.), 1963, *Radio-ecology*, pp. 257-270.

Spurr, S. H.

- 1952 Origin of the concept of forest succession, *Ecology*, **33**:426-427.
- 1957 Local climate in the Harvard Forest, *Ecology*, **38**:37-56.

Stamp, L. D.

- 1961 A history of land use in arid regions, *Arid Zone Research No. 17*.

Stark, N.

- 1972 Nutrient cycling pathways and litter fungi, *Bioscience*, **22**:355-360.

Stebbins, G. L., Jr.

- 1950 Variation and Evolution in Plants, Columbia University Press, New York, N.Y.

1972 Evolution and diversity of arid-land shrubs, in Wildland Shrubs, Their Biology and Utilization, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rept., INT-1, pp. 111-116.

Stegeman, L. C.

- 1960 A preliminary survey of earthworms of the Tully Forest in central New York, *Ecology*, 41:779-782.

Stehli, F. G., R. G. Douglas, and N. D. Newell

- 1969 Generation and maintenance of gradients in taxonomic diversity, *Science*, 164:947-949.

Stephenson, T. A., and A. Stephenson

- 1949 The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts, *J. Ecol.*, 37:289-305.
- 1950 Life between tide-marks in North America: I, The Florida Keys, *J. Ecol.*, 38:354-402.
- 1952 Life between tide-marks in North America: II, North Florida and the Carolinas, *J. Ecol.*, 40:1-49.
- 1954 Life between the tide-marks in North America: IIIA, Nova Scotia and Prince Edward Island: description of the region; IIIB, Nova Scotia and Prince Edward Island: The geographical features of the region, *J. Ecol.*, 42:14-45, 46-70.
- 1961 Life between tide-marks in North America: IVB: Vancouver Island, I, II, *J. Ecol.*, 49:1-29, 229-243.
- 1971 *Life Between the Tide-marks on Rocky Shores*, W. H. Freeman, San Francisco, Calif.

Stern, W. L., and M. F. Buell

- 1951 Life-form spectra of New Jersey pine barren forest and Minnesota jack pine forest, *Torrey Bot. Club Bull.*, 78:61-65.

Stevanovic, D.

- 1956 Populations of collembola in forest associations on Mt. Kopaonik, *Zbornik Radov Inst. Ekol. Biogeogr.*, Belgrade, 7:16ff.

Steward, G. A.

- 1970 High potential productivity of the tropics for cereal crops, grass forage crops, and beef, *J. Aust. Institute Agr. Sci.*, 36:85.

Stewart, B. A., F. G. Viets, Jr., and G. L. Hutchison.

- 1968 Agricultural effects on nitrate pollution of ground water, *J. Soil Water Conserv.*, 23:13-15.

Stewart, W. D. P.

- 1967 Nitrogen-fixing plants, *Science* 158:1426-1432.

Stoeckler, J. H.

- 1962 Shelterbelt influence on Great Plains field environment and crops, *USDA Prod. Res. Rept. No. 62*.

Stout, B. B., and R. J. McMahon

- 1961 Throughfall variation under tree crowns, *J. Geophys. Res.*, 66:1839-1843.

Strahler, A. N.

- 1971 *The Earth Sciences*, Harper & Row, New York, N.Y.
- Study of Critical Environmental Problems
- 1970 *Man's Impact on the Global Environment*, MIT Press, Cambridge, Mass.
- Study of Man's Impact on Climate
- 1971 *Inadvertent Climate Modification*, Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass.

Taber, R. D.

- 1953 Studies of black-tailed deer reproduction on three chaparral cover types, *Calif. Fish Game*, 39:177-186.
- 1958 The black-tailed deer of the chaparral, *Calif. Dept. Fish Game, Game Bull. No. 8*, Sacramento, Calif.

Talbot, L. M., and M. H. Talbot

- 1963 The high biomass of wild ungulates on East African Savanna, *Trans. N. Amer. Wildlife Conf.*, 28:465-476.

Tanam, C. O.

- 1951 Removal of plant nutrients from tree crowns by rain, *Physiol. Plant.*, 4:184-188.

Tanner, J. T.

- 1966 Effects of population density on growth rates of animal populations, *Ecology*, 47:733-745.

Tansley, A. G.

- 1935 The use and abuse of vegetational concepts and terms, *Ecology*, 16:284-307.
- 1939 *The British Isles and Their Vegetation*, Cambridge University Reprint, 1965.

Tatum, L. A.

- 1971 The southern corn leaf blight epidemic, *Science*, 171:1113-1116.

Taylor, C. R.

- 1969 The eland and the oryx, *Sci. Amer.*, 220(1):88-95.
- 1970a Strategies of temperature regulation: effect of evaporation on East African ungulates, *Amer. J. Physiol.*, 219:1131-1135.
- 1970b Dehydration and heat: effects on temperature regulation of East African ungulates, *Amer. J. Physiol.*, 219:1136-1139.

Teal, J. M.

- 1957 Community metabolism in a temperate cold spring, *Ecol. Monogr.*, 27:283-302.
- 1962 Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia, *Ecology*, 43:614-624.

Teal, J. M., and J. Kanwisher

- 1961 Gas Exchange in a Georgia salt marsh, *Limnol. Oceanogr.*, 6:388-399.

Teer, J. G., J. W. Thomas, and E. A. Walker

- 1965 Ecology and management of white-tailed deer in the Llano Basin of Texas, *Wildlife Monogr. No. 15*, Wildlife Society, Washington, D.C.

Terborgh, J.

- 1974 Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species, *Bioscience*, 24:715-722.

Tester, J. R., and W. H. Marshall

- 1961 A study of certain plant and animal interrelations on a native prairie in northwestern Minnesota, *Minnesota Museum Natural Hist., Occasional Paper No. 8*

Thielcke, Gerhard

- 1966 Ritualized distinctiveness of song in closely related sympatric species, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, Vol. 251, pp. 493-497.

Thoday, J. M.

- 1958 Effects of disruptive selection: the experimental production of a polymorphic population, *Nature*, 181:1124-1125.

Thoday, J. M., and T. G. Boam

- 1959 Effects of disruptive selection: II, Polymorphism and divergence without isolation, *Heredity*, 13:205-218.

Thoday, J. M., and J. B. Gibson

- 1962 Isolation by disruptive selection, *Nature*, 193:1164-1166.

1971 Reply to Scharloo, *Amer. Naturalist*, 105:86-88.

Thomas, W. L., Jr. (ed.)

- 1956 *Man's Role in changing the Face of the Earth*, University of Chicago Press, Chicago, Ill.

Thompson, D. Q., and R. H. Smith

- 1970 The forest primeval in the northeast: a great myth?, *Proc. 10th Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, pp. 255-265.

Thorpe, J.

- 1949 Effects of certain animals that live in soils, *Sci. Monthly*, 68:180-191.

Thorson, G.

- 1957 Bottom communities in Hedgpeth (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*, 1:461-534.

Tilly, L. J.
1968 The structure and dynamics of Cone Spring, *Ecol. Monogr.*, 38:169-197.

Tinbergen, L.
1960 The natural control of insects in pinewoods: I, Factors influencing the intensity of predation by songbirds, *Arch. Neerl. Zool.*, 13:265-343.

Tinbergen, L., and H. Klomp
1960 The natural control of insects in pinewoods: II, Conditions for Nicholson oscillations in parasite-host systems, *Arch. Neerl. Zool.*, 13:344-379.

Tomanek, G. W.
1969 Dynamics of mulch layer in grassland ecosystems, in R. Dix and R. Beidleman (eds.), *The Grassland Ecosystem*, Colorado State Univ. Range Sci. Dept. Sci. Ser. No. 2, pp. 225-240.

Tornabene, T. G., and H. W. Edwards
1972 Microbial uptake of lead, *Science*, 176:1334-1335.

Tramer, E. J.
1975 The regulation of plant species diversity on an early successional old-field, *Ecology* 56:905-914.

Transeau, E. N.
1926 The accumulation of energy by plants, *Ohio J. Sci.*, 26:1-10.

Trembley, F.
1965 Effects of cooling water from steam electric power plants on stream biota, in *Biological Problems in Water Pollution*, Public Health Serv. Publ. No. 999-WP-25, pp. 334-345.

True, R. P., et al.
1960 Oak Wilt in West Virginia, *West Va. Univ. Agr. Expt. Sta. Bull* 448T.

Turcek, F. J.
1951 On the stratification of the avian populations of the Querceto-Carpinetum forest communities in southern Slovakia (English summary), *Sylvia*, 13:71-86.

Tytikov, A. P.
1959 Perennially frozen ground, in *Principles of Geocryology; Part I, General Geocryology*, (transl. from Russian by R. E. Brown), *Nat. Res. Coun. Canada Tech. Trans.*, 1163(1964):399-421.

Udvardy, M. D. F.
1958 Ecological and distributional analysis of North American birds, *Condor*, 60:50-66.

Ugent, D.
1970 The potato, *Science*, 170:1161-1166.

Ulrich, A. T.
1933 Die Macrofauna der Waldstreu, *Mitt. Forstwirtsch. Fortwiss.*, 4:283-323.

Urban, D.
1970 Raccoon populations, movement patterns, and predation on a managed waterfowl marsh, *J. Wildlife Manage.*, 34:372-382.

Uspenski, S. M.
1970 Problems and forms of fauna conservation in the Soviet arctic and subarctic, in *Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands*, IUCN Publ., n.s. 16:199-207.

Vallentyne, J. R.
1957 The principles of modern limnology, *Amer. Scientist*, 45:218-244.

Vance, B. D., and W. Drummond
1969 Biological concentration of pesticides by algae, *J. Amer. Water Works Assoc.*, 61:360-362.

Van Hooke, R. I.
1971 Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem, *Ecol. Monogr.*, 41:1-26.

Van Vuren, L.
1965 Morphological variation and the width of the ecological niche, *Amer. Naturalist*, 94:377-390.

1971 Group selection and the evolution of dispersal, *Evolution*, 25:591-598.

Veale, P. T., and H. L. Wascher
1956 Henderson County soils, *Illinois Univ. Agr. Expt. Stat. Soil Report No.* 77.

Vežina, P. E.
1961 Variation in total solar radiation in three Norway spruce plantations, *Forest Sci.*, 7:257-264.

Viets, F. G., Jr.
1971 Water quality in relation to farm use of fertilizers, *Bio-science*, 21:460-467.

Viro, P. J.
1953 Loss of nutrients and the natural nutrient balance of the soil in Finland, *Comm. Inst. Forest. Fenn.*, 42:1-50.

Vogl, R. J.
1967 Fire adaptations of some southern California plants, *Proc. California Tall Timbers Fire Ecology Conf.*, pp. 79-109.

Voight, G. K.
1960 Distribution of rain under forest stands, *Forest Sci.*, 6:2-10.

1971 Mycorrhizae and nutrient mobilization in E. Hacksaylo (ed.), *Mycorrhize*, USDA Forest Serv. Mscl. Pub. No. 1189, pp. 122-131.

Volterra, V.
1926a Fluctuations in the abundance of species considered mathematically, *Nature*, 118:558-560.

1926b Variazione e fluttazioni de numero d'individui in specie animali conviventi, *Mem. Accad. Lincei*, 2:31-113, translated in R. N. Chapman, 1931, *Animal Ecology*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

Vose, R. N., and D. G. Dunlap
1968 Wind as a factor in the local distribution of small mammals, *Ecology*, 49:381-386.

Waddington, C. H.
1957 *The Strategy of the Genes*, Allen, London.

Wadleigh, C. H.
1968 Wastes in relation to agriculture and forestry, *USDA Misc. Pub. No.* 1065.

Wagner, F. H., and L. C. Stoddart
1972 Influence of coyote predation on black-tailed jack rabbit populations in Utah, *J. Wildlife Manage.*, 36:329-342.

Wallace, A. R.
1876 *The Geographical Distribution of Animals*, 2 vols., Macmillan, London.

Wallace, G. J.
1959 Insecticides and birds, *Audubon Mag.*, 61:10-12.

Wallraff, H. G.
1960 Does celestial navigation exist in animals? *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:451-460.

Wallwork, J. A.
1973 *Ecology of Soil Animals*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

Ward, B., and R. Dubos
1972 *Only One Earth, the Care and Maintenance of a Small Planet*, Norton, New York, N.Y.

Ward, R. R.
1971 *The Living Clocks*, Knopf, New York.

Ward, W. W., and T. W. Bowersox
1970 Upland oak response to fertilization with nitrogen, phosphorus, and calcium, *Forest Sci.*, 16:113-120.

Warner, R. E.
1968 The role of introduced diseases in the extinction of the endemic Hawaiian avifauna, *Condor*, 70:101-120.

Warren-Wilson, J.
 1957 Arctic plant growth, *Adv. Sci.*, **53**:383-387.

Waterhouse, F. L.
 1955 Microclimatological profiles in grass cover in relation to biological problems, *Quart. J. Roy. Meteorol. Soc.*, **81**:63-71.

Waters, T. F.
 1961 Standing crop and drift of stream bottom organisms, *Ecology*, **42**:532-537.
 1964 Recolonization of denuded stream bottom areas by drift, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **91**:243-250.
 1965 Interpretation of invertebrate drift of day-active stream invertebrates, *Ecology*, **46**:327-334.
 1968 Diurnal periodicity in the drift of day-active stream invertebrates, *Ecology*, **49**:152-153.
 1972 The drift of stream insects, *Ann. Rev. Entomol.*, **17**:253-272.

Watson, A., and R. Moss
 1970 Dominance, spacing behavior, and aggression in relation to population limitation in vertebrates, in A. Watson (ed.), *Animal Populations in Relation to Their Food Resources*, Blackwell, Oxford, pp. 167-218.

1971 Spacing as affected by territorial behavior, habitat and nutrition in red grouse *Lagopus l. scoticus*, in Esser, A. N. (ed.), *Behavior and the Environment. The Use of Space by Animals and Men*, Plenum, New York, N.Y., pp. 92-111.

Watson, G. E.
 1962a Three sibling species of *Alectoris* partridge, *Ibis*, **104**:353-367.
 1962b Sympathy in Palearctic *Alectoris* partridges, *Evolution*, **16**:11-19.

Watt, A. S.
 1947 Pattern and process in the plant community, *J. Ecol.*, **35**:1-22.

Watt, K. E. F.
 1964 The use of mathematics and computers to determine optimal strategy and tactics for a given insect pest control problem, *Can. Entomol.*, **96**:202-220.

1968 *Ecology and Resource Management: A Quantitative Approach*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

1973 *Principles of Environmental Science*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

Weaver, C. R.
 1943 Observations of the life cycle of the fairy shrimp, *Eubranchipus vernalis*, *Ecology*, **24**:500-502.

Weaver, J. E.
 1954 *North American Prairie*, Johnson, Lincoln, Nebr.

Weaver, J. E., and F. W. Albertson
 1956 *Grasslands of the Great Plains: Their Nature and Use*, Johnson, Lincoln, Nebr.

Weaver, J. E., and N. W. Rowland
 1952 Effects of excessive natural mulch on development, yield and structure of native grassland, *Botan. Gaz.*, **114**:1-19.

Wegener, A.
 1924 *The Origins of Continents and Oceans*, 3rd ed., Dutton, New York, N.Y.

Weigert, R. G., and D. F. Owen
 1971 Trophic structure, available resources, and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems, *J. Theoret. Biol.*, **30**:69-81.

Weis-Fogh, T.
 1948 Ecological investigations of mites and collembola in the soil, *Nat. Jutland*, **1**:135-270.

Welch, P. S.
 1952 *Limnology*, McGraw-Hill, New York, N.Y.

Weller, M. W.

1959 Parasitic eggs laying the redhead (*Aythya americana*) and other North American Anatidae, *Ecol. Monogr.*, **29**:333-365.

Wellington, W. G.
 1960 Qualitative changes in natural populations during changes in abundance, *Can. J. Zool.*, **38**:238-314.

Wells, H. W.
 1961 The fauna of oyster beds, with special reference to the salinity factor, *Ecol. Monogr.*, **31**:239-266.

Went, F. W.
 1955 The ecology of desert plants, *Sci. Amer.*, **192**:68-75.

Went, F. W., and L. O. Sheps
 1969 Environmental factors in regulation of growth and development: ecological factors, in F. Steward (ed.), *Plant Physiology: A Treatise*, Academic, New York, N.Y., pp. 299-406.

Went, F. W., and N. Stark
 1968 Mycorrhiza, *Bioscience*, **18**(11):1935-1039.

West, D. A.
 1962 Hybridization in grosbeaks (*Pheucticus*) of the Great Plains, *Auk*, **79**:399-424.

West, N. E., and P. T. Tueller
 1972 Special approaches to studies of competition and succession in shrub communities, in C. M. McKella, et al. (eds.), *Wildland Shrubs: Their Biology and Utilization*, USDA For. Serv. Gen. Tech. Rept., INT-1, pp. 172-181.

Westlake, D. F.
 1959 The effects of organisms on pollution, *Proc. Linn. Soc., London*, **170**:171-172.

Whitaker, L. M.
 1957 A resume of anting, with particular reference to a captive oriole, *Wilson Bull.*, **69**:195-262.

White, E. J., and F. Turner
 1970 A method of estimating income of nutrients in a catch of airborne particles by a woodland canopy, *J. Appl. Ecol.*, **7**:441-461.

White, G. F. (ed.)
 1956 The future of arid lands, *Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ.* No. 43, Washington, D.C.

White, J., and J. G. Harper
 1970 Correlated changes in plant size and number in plant populations, *J. Ecol.*, **58**:467-485.

Whittaker, R. H.
 1951 A criticism of the plant association and climatic climax concept, *Northwest Sci.*, **25**:17-31.
 1952 A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains, *Ecol. Monogr.*, **22**:1-44.
 1953 A consideration of the climax theory: the climax as a population and pattern, *Ecol. Monogr.*, **23**:41-78.
 1956 Vegetation of the Great Smoky Mountains, *Ecol. Monogr.*, **26**:1-80.
 1960 Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California, *Ecol. Monogr.*, **30**:279-338.
 1961 Estimation of net primary production of forest and shrub communities, *Ecology*, **42**:177-183.
 1962 Classification of natural communities, *Bot. Rev.*, **28**:1-239.

1963 Net production of heath balds and forest heaths in the Great Smoky Mountains, *Ecology*, **44**:176-182.
 1965 Dominance and diversity in land plant communities, *Science*, **147**:250-260.
 1966 Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains, *Ecology*, **47**:103-121.
 1967 Gradient analysis of vegetation, *Biol. Rev.*, **42**:207-264.
 1970a *Communities and Ecosystems*, Macmillan, New York.
 1970b The biochemical ecology of higher plants, in E. Sonheimer and J. B. Simeone (eds.), *Chemical Ecology*, Academic, New York, N.Y., pp. 43-70.

Whittaker, R. H., and P. R. Feeney
 1971 Allelochemicals: chemical interactions between species, *Science*, 171:757-770.

Whittaker, R. H., S. A. Levin, and R. B. Root
 1973 Niche, habitat, and ecotope, *Amer. Natur.*, 107:321-338.

Whittaker, R. H., and G. E. Likens
 1973 Carbon in the biota, in G. M. Woodwell and E. V. Pecan (eds.), *Carbon and the Biosphere*, Proc. 24 Brookhaven Symposia in Biology, Tech. Inf. Service U.S. Dept. Commerce, Springfield, Va., pp. 281-300.

Whittaker, R. H., R. B. Walker, and A. R. Kruckeberg
 1954 The ecology of serpentine soils, *Ecology*, 35:258-288.

Whittaker, R. H., and G. M. Woodwell
 1969 Structure, production, and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York, *J. Ecol.*, 57:155-174.

Whyte, R. O.
 1968 *Grasslands of the Monsoon*, Praeger, New York, N.Y.

Wieland, N. K., and F. A. Bazzaz
 1975 Physiological ecology of three condoninant successional annuals, *Ecology*, 56:681-688.

Wiens, J.
 1973 Patterns and Process in Grassland Bird Communities, *Ecol. Monogr.*, 43:237-270.

Williams, C. B.
 1964 *Patterns in the Balance of Nature*, Academic, New York, N.Y.

Williams, E. C.
 1941 An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest, *Bull. Chicago Acad. Sci.*, 6:63-124.

Williams, G. C.
 1966 *Adaptation and natural selection*, Princeton University Press, Princeton, N.J.

Williams, O. B.
 1970 Population dynamics of two perennial grasses in Australian semi-arid grassland *J. Ecol.*, 58:869-875.

Williamson, P.
 1971 Feeding ecology of the red-eyed vireo (*Vireo olivaceus*) and associated foliage-gleaning birds, *Ecol. Monogr.*, 41:129-152.

Willis, E. D.
 1974 Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama, *Ecol. Monogr.*, 44:153-169.

Willson, M.
 1969 Avian niche size and morphological variation, *Amer. Natur.*, 103:531-542.

Wilson, E. O.
 1971 Competitive and aggressive behavior, in J. Eisenberg and W. Dillon (ed.), *Man and Beast: Comparative Social Behavior*, Smithsonian Institute Press, Washington, D.C.

Wilson, R. E., and E. H. Rice
 1968 Allelopathy as expressed by *Helianthus annus* and its role in old field succession, *Bull. Torrey Bot. Club*, 95:432-448.

Wiltschko, W., and H. Hock
 1972 Orientation behavior of night migrating birds (European robins) during late afternoon and early morning hours, *Wilson Bull.*, 84:149-163.

Wiltschko, W., H. Hock, and F. W. Merkel
 1971 Outdoor experiments with migrating robins (*Erythacus rubecula*) in artificial magnetic fields, *Z. Tierpsychol.*, 29:409-415.

Wing, L. D., and I. D. Buss
 1970 Elephants and forests, *Wildlife Monogr.* No. 19, Wildlife Society, Washington, D.C.

Winston, F. W.
 1956 The acorn microsere with special reference to anthropods, *Ecology*, 37:120-132.

Witherspoon, J. P., S. I. Averbach, and J. S. Olson
 1962 Cycling of Cesium-134 in white oak trees on sites of contrasting soil type and moisture, *Oak Ridge Natl. Lab.*, 3328:1-143.

Wolcott, G. N.
 1937 An animal census of two pastures and a meadow in northern New York, *Ecol. Monogr.*, 7:1-90.

Wolf, D. D., and D. Smith
 1964 Yield and persistence of several legume-grass mixtures as affected by cutting frequency and nitrogen fertilization, *Agron. J.*, 56:130-133.

Wolfe, J. N., R. T. Wareham, and H. T. Scofield
 1949 Microclimates and macroclimates of *Neotoma*, a small valley in central Ohio, *Ohio Biol. Survey Bull.* No. 41.

Wolfson, A.
 1955 *Recent Studies on Avian Biology*, University of Illinois Press, Urbana, Ill.

1959 The role of light and darkness in the regulation of spring migration and reproductive cycles in birds, in Withrow (ed.), *Photoperiodism and Related Phenomena*, pp. 679-716.

1960 Regulation of annual periodicity in the migration and reproduction of birds, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25:507-514.

Woodwell, G. M.
 1962 Effects of ionizing radiation on terrestrial ecosystems, *Science*, 138:572-577.

1963 The ecological effects of radiation, *Sci. Amer.*, 208(6):40-49.

1967 Radiation and the pattern of nature, *Science*, 156:461-470.

Woodwell, G. M., P. P. Craig, and H. A. Johnson
 1971 DDT in the biosphere: where does it go? *Science*, 174:1101-1107.

Woodwell, G. M., and W. R. Dykeman
 1966 Respiration of a forest measured by carbon dioxide accumulations during temperature inversions, *Science*, 154:1031-1034.

Woodwell, G. M., and T. G. Marples
 1968 The influence of chronic gamma radiation on the production and decay of litter and humus in an oak-pine forest, *Ecology*, 49:456-465.

Woodwell, G. M., and R. H. Whittaker
 1968 Primary productivity in terrestrial ecosystems, *Amer. Zool.*, 8:19-30.

Woodwell, G. M., C. F. Wurster, Jr., and P. A. Isaacson
 1967 DDT residues in an east coast estuary: a case of biological concentration of a persistent pesticide, *Science*, 156:821-823.

Woolley, J. H.
 1968 The social organization of wolves, *Nat. Hist.*, 77(5):46-55.

Wright, S.
 1931 Evolution in Mendelian populations, *Genetics*, 16:97-159.

1931 Statistical theory of evolution, *Amer. Statistical J. March Suppl.*, pp. 201-208.

1935 Evolution in population in approximate equilibrium, *J. Genetics*, 30:243-256.

Wurster, C. F., Jr.
 1968 DDT reduces photosynthesis by marine plankton, *Science*, 159:1474-1475.

1969 Cholinated hydrocarbon insecticides and the world ecosystem, *Biol. Conser.*, 1:123-129.

Wynne-Edwards, V. C.
 1962 *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Hafner, New York, N.Y.



S0015478

1963 Intergroup selection in the evolution of social systems,
Nature, 200:623-628.
 1965 Self-regulating system in populations of animals, *Science*, 147:1543-1548.

Yeagley, H. L.
 1947 A preliminary study of a physical basis of bird navigation, *J. Appl. Physics*, 18:1035-1063.

Yeatter, R. E., and D. H. Thompson
 1952 Tularemia: weather and rabbit populations, *Illinois Nat. Hist. Surv. Bull.* No. 25, pp. 351-382.

Yonge, C. M.
 1949 *The Sea Shore*, Collins, London.

Zak, B.
 1964 Role of mycorrhizae in root disease, *Ann. Rev. Phytopathol.*, 2:377-392.

Zeller, D.
 1961 Certain mulch and soil characteristics of major range sites in western North Dakota as related to range conditions, M.A. dissertation, North Dakota State University, Fargo, N.D.

出借日期	89.2.23.
来源	西单88
书价	6.60 元
单据号	140052
开具日期	89.2.23.

24786

58.18
176

生态学原理和野外生物学

1988

借者	还期	借者	还期
黄维光	89.3月20日	朱江山	2002年1月13日
沈晓波	1998.12月20日	高庄年	2004年3月16日
留用	09.4月26日		

分类编号	
登记号	

58.18
176

读者注意 24786

- 爱护公共图书切勿任意卷折和涂写，损坏或遗失照章赔偿。
- 请在借书期限前送还以便他人阅读请赐予合作。

成1106-1

